

**Verhaltensbiologische Untersuchungen zum chemischen Magnetkompass
bei Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*)**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften
der Johann-Wolfgang Goethe Universität
in Frankfurt am Main

von
Katrin Stapput
aus Frankfurt am Main

Frankfurt 2006

(D30)

Meinen Eltern



Inhaltsverzeichnis

Verwendete Abkürzungen und Symbole

1. Einleitung	1
1.1 Das Magnetfeld der Erde	3
1.2 Der Magnetkompass	4
1.3 Der Inklinationskompass	6
1.4 Nicht-Kompassorientierung	8
1.5 Magnetrezeption	10
1.6 Der Radikalpaar-Mechanismus	12
1.7 Magnetit-basierende Magnetfeldwahrnehmung	19
1.8 Fragestellung	22
2. Material und Methoden	24
2.1. Das Rotkehlchen (<i>Erithacus rubecula</i>)	24
2.2. Herkunft, Alter und Fang der Versuchstiere	26
2.3. Haltungsbedingungen	27
2.4. Versuchsaufbau	30
2.5 Versuchsdurchführung	33
2.6 Versuchsbedingungen	34
2.6.1 Herbst 2003	34
2.6.2. Vorfrühjahr 2004	35
2.6.3 Herbst 2004	37
2.6.4 Vorfrühjahr 2005	39
2.6.5 Herbst 2005	40
2.6.6 Vorfrühjahr 2006	41
2.7 Auswertung	42
2.8 Statistik	44

3. Ergebnisse	46
3.1. Mischlichtbedingungen	47
3.1.1. Analyse der Mischlichtbedingung TY (Türkis/Gelb)	47
3.1.2. Orientierung der Mischlichtbedingung GY _{1/2} (Grün/Gelb halbe Intensität)	50
3.1.3. Orientierung der Mischlichtbedingungen RG (Rot/Grün) und RB (Rot/Blau)	51
3.2. Intensitätsabhängigkeiten	53
3.2.1. Intensitätsabhängigkeit unter Grün	53
3.2.2. Intensitätsabhängigkeit unter Blau	54
3.3. Türkis	57
3.4. Adaptationen	58
3.5. Dunkel und niedrig intensives Rot	59
3.6. Betäubungen	61
3.7. Brillenversuche	63
4. Diskussion	64
Ausblick	88
5. Zusammenfassung	90
6. Literaturverzeichnis	93
7. Abbildungsverzeichnis	107
8. Tabellenverzeichnis	109
9. Danksagung	110
10. Anhang	111
11. Lebenslauf	i
12. Schriftenliste	ii

Verwendete Abkürzungen und Symbole

Kürzel	Bedeutung
z.B.	zum Beispiel
bzw.	beziehungsweise
Abb.	Abbildung
Tab.	Tabelle
N	Nord
S	Süd
E	Ost
W	West
m	Meter
mm	Millimeter
cm	Zentimeter
nm	Nanometer
ms	Millisekunde
nT	Nanotesla
MHz	Megahertz
mW/m ²	Milliwatt pro Quadratmeter
°	Grad
Ω	Ohm
λ	Wellenlänge in Nanometer
%	Prozent
&	und
LED	Leuchtdioden
SD	single-domain
SP	superparamagnetisch
<	größer als
>	kleiner als
=	ist gleich
VFhj	Vorfrühjahr
H	Herbst
C	Kontrolle
x	jeweils nur Einzelvögel im Test
n.s.	nicht signifikant

*	$p < 0.05$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 5%
**	$p < 0.01$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 1%
***	$p < 0.001$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 0,1%
n	Anzahl der getesteten Vögel
a	Konzentration
α_i	Mittelrichtung eines Einzelvogels im Einzelversuch
α_b	Mittelrichtung eines Vogels nach drei Versuchen
α_N	Mittelrichtung aller Vögel in einer Bedingung
r_b	Vektorlänge der Mittelrichtung eines Vogels nach drei Versuchen
r_N	Vektorlänge der Mittelrichtung aller Vögel in einer Bedingung
axr	axiale Recordings
axb	axialer Vogel
med.	Median
Δ	Abweichung von
G	Grün im geomagnetischen Feld
TY	Mischlicht Türkis/Gelb geomagnetischen Feld
TY-V	wie oben, Vertikalkomponente umgedreht
TY-H	wie oben, Horizontalkomponente umgedreht
TYHFB	wie oben, im Hochfrequenzfeld
T	Türkis im geomagnetischen Feld
THFB	wie oben, im Hochfrequenzfeld
RG	Mischlicht Rot/Grün im geomagnetischen Feld
RB	Mischlicht Rot/Blau im geomagnetischen Feld
R1	niedrig intensives Rot im geomagnetischen Feld
B	Blau im geomagnetischen Feld bei $2,8 \text{ mW/m}^2$
B_{13}	Blau im geomagnetischen Feld bei $13,3 \text{ mW/m}^2$
B_{20}	Blau im geomagnetischen Feld bei $19,6 \text{ mW/m}^2$
B_{27}	Blau im geomagnetischen Feld bei $26,7 \text{ mW/m}^2$
$G_{12,7}$	Grün im geomagnetischen Feld bei $12,7 \text{ mW/m}^2$
$G_{19,3}$	Grün im geomagnetischen Feld bei $19,3 \text{ mW/m}^2$
$G_{25,5}$	Grün im geomagnetischen Feld bei $25,5 \text{ mW/m}^2$
D	Dunkel im geomagnetischen Feld
D-V	wie oben, Vertikalkomponente umgedreht
D-H	wie oben, Horizontalkomponente umgedreht

D _{xy}	Dunkel im geomagnetischen Feld, Oberschnabel mit Xylocain betäubt
GY _{1/2}	Mischlicht Grün/Gelb im geomagnetischen Feld bei halber Intensität
YA-Y	Gelb adaptiert, gelb im geomagnetischen Feld getestet
YpeY	Gelb adaptiert, gelb im geomagnetischen Feld getestet
W	Weißlicht im geomagnetischen Feld
W _{xy}	Weißlicht im geomagnetischen Feld, Oberschnabel mit Xylocain betäubt
G _{xy}	Grün im geomagnetischen Feld, Oberschnabel mit Xylocain betäubt
TY _{xy}	Türkis/Gelb im geomagnetischen Feld, Oberschnabel mit Xylocain betäubt
RT	Rechte Linse trüb, mit Brille im geomagnetischen Feld getestet
RK	Rechte Linse klar, mit Brille im geomagnetischen Feld getestet

1. Einleitung

Der jährliche Vogelzug fasziniert die Menschheit schon seit langer Zeit und führte dazu, sich Fragen zu stellen, wie die Tiere in der Lage sind, sich über lange Strecken zu orientieren.

Nach der Definition von ZWAHR ET AL. (1993) handelt es sich bei Orientierung um die Fähigkeit von Organismen, sich in Zeit und Raum zurechtzufinden, eine bestimmte Raumlage beizubehalten bzw. zielgerecht verändern zu können. Dabei beruht diese Fähigkeit vor allem auf verschiedenen Reizen aus der Umwelt, aber auch auf Gedächtnisleistungen bzw. Lernvorgängen, die als Orientierungshilfen genutzt werden.

Im Gegensatz zur Nahorientierung, bei der das Tier z. B. in einem bekannten Revier definierter Größe lokale Gegebenheiten wie Landmarken, Gerüche etc. direkt mit dem Ziel assoziiert, kann bei weiteren Wanderungen kein unmittelbarer Bezug zum Ziel mehr hergestellt werden. Der Vorgang der räumlichen Veränderung erfordert in diesem Fall echte Navigation (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999 b). Orientierungsfaktoren optischer, olfaktorischer, chemischer oder elektrischer Natur (KEETON & GOULD 1986) müssen durch weitere Parameter ergänzt werden.

In diesem Zusammenhang sind insbesondere die Pendelzüge der Vögel ausgiebig untersucht worden. Zugvögel absolvieren oft große Strecken bei ihrer Wanderung von Brutgebieten zu Überwinterungsquartieren und zurück. Dabei muß der Bezug zwischen Aufenthaltsort und Zielort indirekt mit Hilfe externer Referenzsysteme hergestellt werden (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999).

Nach Verfrachtungsexperimenten mit Tauben beschreibt KRAMER (1953) deren Heimfindevermögen erstmals als ein Zweischritt-Verfahren, das sogenannte

„Karte-Kompass-Prinzip“. Das Tier erhält in einem ersten Karteschritt Informationen der Art „zum Ziel nach Norden“, das heißt eine Zielrichtung wird als Kompassrichtung bestimmt. Diese Information kann angeboren sein, erworben werden, oder aus dem Navigationsprozess an sich entstehen. In einem zweiten, dem sogenannten Kompassschritt, wird diese Information mit Hilfe eines Kompasses in eine konkrete Flugrichtung umgesetzt. Hierbei kommen verschiedene Kompasssysteme zum Einsatz, die es den Vögeln ermöglichen mittels externer Bezugssysteme konstante (Soll-)Richtungen einzuhalten. Dieses System lässt sich auch auf Zugvögel erweitern. Von WILTSCHKO & WILTSCHKO (1999 b) werden für Zugvögel Sonnen-, Stern- und Magnetkompass und deren Kombination untereinander zusammenfassend beschrieben. Auch Polarisationsmuster, die besonders bei Sonnenauf- und -untergang als mögliche Orientierungshilfen genutzt werden können, werden diskutiert (ABLE 1982, MOORE 1987, HELBIG 1991). Die einzelnen Mechanismen stehen jedoch nicht isoliert nebeneinander, sondern müssen als integrierte Komponenten eines multifaktoriellen Systems zur Orientierung betrachtet werden. Dabei kommt dem angeborenen Magnetkompass eine besondere Bedeutung zu, da mit ihm andere Orientierungsfaktoren zueinander in Beziehung gesetzt werden können (ABLE 1993, AKESSON 1994, WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999 a). Das natürliche Erdmagnetfeld dient dabei als zuverlässige, omnipräsente Informationsquelle. Seine konstante, globale Gegenwart und graduell verlaufenden Eigenschaften unterscheiden es dadurch grundlegend von anderen Außenreizen.

Die hier vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit den grundlegenden Mechanismen des lichtabhängigen Magnetkompasses. Deshalb ist es nötig, die Eigenschaften des natürlich vorliegenden Erdmagnetfeldes zu kennen und seine Rolle als Informationsquelle für Navigationsprozesse zu verstehen.

1.1 Das Magnetfeld der Erde

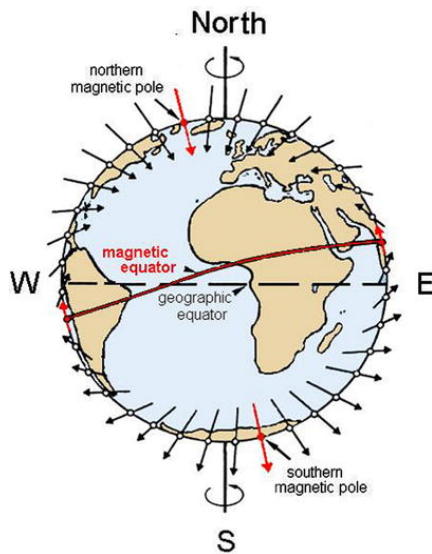


Abb. 1.1

Schematische Darstellung des Magnetfelds der Erde.

Die Pfeile geben die Richtung der Inklination an, ihre Länge symbolisiert die Totalintensität. Die beiden magnetischen Pole sowie der magnetische Äquator sind mit Pfeilen gekennzeichnet.

(Aus: WILTSCHKO & WILTSCHKO 1995)

Das Erdmagnetfeld ist ein Dipol-Feld (SKILES 1985), dessen Ursprung Dynamoeffekten im flüssigen, äußeren Eisenkern der Erde zugeschrieben (PRESS & SIEVER 1995) wird. Es verhält sich in etwa als befände sich ein kleiner, sehr starker Stabmagnet in der Nähe des Erdmittelpunktes, der um etwa 11° gegen die Rotationsachse der Erde geneigt ist (PRESS & SIEVER 1995). Die Feldlinien treten am magnetischen Südpol aus der Erdoberfläche aus, verlaufen um den Globus und treten am magnetischen Nordpol wieder in die Erdoberfläche ein. Daraus folgt, dass die Feldlinien der südlichen Erdhalbkugel nach oben zeigen, am magnetischen Äquator parallel zur Erdoberfläche verlaufen und in der nördlichen Halbkugel nach unten verlaufen (Abb. 1.1). Als Inklination wird der Winkel, den die vertikal aus- und eintretenden magnetischen Feldlinien mit der Horizontalen der Erdoberfläche bildet, bezeichnet. Dabei wird die Abwärtsneigung auf der Nordhalbkugel als positiv definiert. Linien gleicher Inklination formen ein System ungefähr paralleler Linien, die mit den Linien gleicher geographischer Breite vergleichbar sind. Am magnetischen Äquator beträgt der Winkel der Feldlinien

zur Horizontalen 0° , an den Polen je 90° . Die Totalintensität des natürlichen Erdmagnetfeldes ist an den magnetischen Polen am höchsten mit mehr als 60.000 nT, nimmt ab auf Werte von ca. 30.000 nT am magnetischen Äquator und erreicht sein Minimum mit 26.000 nT an der Ostküste von Südamerika. Diese beiden regelmäßig verlaufenden Gradienten können lokal verändert werden. Die Totalintensität ist vom Stand der Sonne abhängig und unterliegt damit sowohl tagesperiodischen als auch jahreszeitlichen Schwankungen in einer Größenordnung von 10 bis 30 nT. Die magnetische Topographie wird auch bestimmt durch das Vorhandensein von unterirdischen Erzlagern, die zu lokalen Anomalien führen, welche das Feld über seinen weltweiten asymmetrischen Verlauf hinaus graduell abstufen. Zusätzlich können magnetische Stürme mit Intensitätsänderungen von bis zu 500 nT zu ausgeprägten Änderungen der magnetischen Parameter führen.

Sowohl die regelmäßigen als auch die graduell verlaufenden magnetischen Parameter können von Tieren zur Orientierung genutzt werden. Dabei werden zwei Arten von Informationen geliefert. Der magnetische Vektor liefert Richtungsinformationen, die als Kompass genutzt werden können, während die Totalintensität und/oder die Inklination Informationen liefern, die zur Positionsbestimmung auf einer magnetischen Karte dienen können.

1.2 Der Magnetkompass

Schon 1859 wurde von VON MIDDENDORF das Magnetfeld der Erde als externer Reiz zur Orientierung diskutiert. VIGUIER (1882) konkretisierte diese Vorstellung und machte die ortstypischen Parameter Totalintensität und Inklination dafür verantwortlich, bei Navigationsprozessen eine wichtige Rolle zu spielen. MERKEL

& WILTSCHKO (1965) und WILTSCHKO (1968) konnten in Orientierungsexperimenten mit Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) erstmals den Beweis liefern, dass Vögel einen Magnetkompass nutzen. Den Magnetkompass zeichnet aus, dass Richtungen mit Hilfe des Erdmagnetfeldes bestimmt werden. Eine Verschiebung des magnetischen Nordpols müsste also zu einer Änderung im Verhalten des untersuchten Tieres führen.

Bei Vögeln macht man sich die sogenannte „Zugunruhe“ zunutze, um unter Laborbedingungen Orientierungsmechanismen zu untersuchen. Während der Zugzeit ist die Bereitschaft sich in die Zugrichtung zu bewegen so hoch, dass auch Vögel in Gefangenschaft ein spontanes Verhalten zeigen, dass quantitativ gut erfasst werden kann. 1949 zeigte KRAMER an Rotkopfwürgern (*Lanius senator*) und Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*), dass sich die Vögel in einem Registrierkäfig nicht ziellos bewegen, sondern dass eine bestimmte Richtung bevorzugt und über die Gesamtdauer der Zugaktivität einer Nacht eingehalten wird. SAUER (1957) und MERKEL & FROMME (1958) zeigten überdies, dass die Richtungsbevorzugungen der gekäfigten Vögel mit der Zugrichtung ihrer freilebenden Artgenossen übereinstimmten. Diese Beobachtung führte zur Entwicklung einer Methode, mit der die Bestimmung von Vorzugsrichtungen bei Zugvögeln in Gefangenschaft mittels eines Orientierungstrichters (EMLEN & EMLLEN 1966) registriert wurde und es möglich machte die äußeren Bedingungen gut kontrollieren zu können.

So zeigten die von WILTSCHKO (1968) getesteten Rotkehlchen in einem Magnetfeld gleicher Intensität, aber mittels Helmholtzspulen gedrehter Richtung ein verändertes Richtungsverhalten, dass der Bevorzugung der manipulierten, magnetischen Richtung entsprach.

1.3 Der Inklinationskompass

In nachfolgenden Orientierungsexperimenten mit Rotkehlchen konnte nachgewiesen werden, dass der Magnetkompass der Vögel ein Inklinationskompass ist (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972), der im Gegensatz zu einem technischen Kompass nicht auf der Polarität des geomagnetischen Feldes beruht (Richtung der Horizontalkomponente), sondern auf der Ausrichtung der Feldlinien entlang der Nord/Südachse und ihrem Neigungswinkel, wahrscheinlich in Bezug auf die Gravitation. Dazu wurden die Vögel in einem künstlichen Feld gleicher Intensität, aber gedrehter Vertikalkomponente getestet.

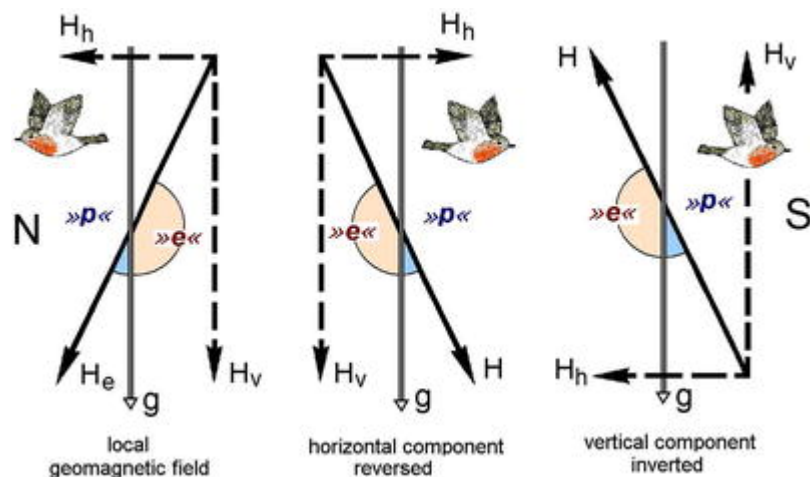


Abb. 1.2 Schematische Darstellung der Funktionsweise des Inklinationskompasses der Vögel. Links: im geomagnetischen Feld, Mitte: Horizontalkomponente H_h umgekehrt, Rechts: Vertikalkomponente H_v gekippt, H : Magnetvektor, g : Gravitationsvektor.

Tiere, die unterscheiden können, ob die Feldlinien nach oben oder nach unten zeigen und sich anhand eines Inklinationskompasses orientieren, kehren ihre Richtungsbevorzugung unter dieser Bedingung um, wobei magnetisch Nord magnetisch Nord bleibt. Eine Umkehr der Richtungswahl ist auch zu beobachten, wenn die Horizontalkomponente des Feldes gedreht wird, da auch hier der axiale Verlauf der Feldlinien auf die selbe Weise verändert wird (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1972). Es wird anhand des Verlaufes der Feldlinien also

unterschieden in „polwärts“ und „äquatorwärts“, nicht in Nord und Süd (Abb 1.2). Somit kann das Zugprogramm für Vogelarten beider Erdhalbkugeln gleich kodiert sein in der Art: “Fliege im Herbst wenn die Tage kürzer werden, Richtung Äquator“. Orientierungsexperimente mit Zugvögeln der südlichen Hemisphäre die auch einen Inklinationskompass besitzen haben dies bestätigt (WILTSCHKO ET AL. 1993 a, MUNRO & WILTSCHKO 1993).

Mittlerweile wurde Magnetkompassorientierung für eine Reihe von anderen Vögeln (Tauben: WALCOTT & GREEN 1974, sowohl nacht- als auch tagziehenden Zugvögeln: zusammenfassend WILTSCHKO & WILTSCHKO 1995 a, eine Sanderlingart: GUDMUNDSSON & SANDBERG 2000), aber auch bei Vertretern anderer Tiergruppen beschrieben (zusammenfassend WILTSCHKO & WILTSCHKO 1995 a). Allerdings stellt der Magnetkompass zumindest bei einigen Wirbeltiergruppen kein einheitliches System dar. Während sich Vögel und Meeresschildkröten (LIGHT ET AL. 1993, LOHMANN & LOHMANN 1992) mit Hilfe eines Inklinationskompasses orientieren, besitzen Fische (QUINN ET AL. 1981) und Graumulle, *Cryptomys anselii*, (MARHOLD ET AL. 1997) einen Polaritätskompass. Für den Rotfleckmolch (*Notophthalmus viridescens*) ist der kombinierte Einsatz der beiden Kompasssysteme bekannt (PHILLIPS 1986). Bei wandernden Walen (KLINOWSKA 1988) wird eine Orientierung anhand der magnetischen Topographie diskutiert, die im Wasser regelmäßiger verläuft, als an Land. In weiten Bereichen der Weltmeere findet man eine Serie von ausgedehnten, linearen magnetischen Bergen und Tälern, die parallel zu den Meeresgräben verlaufen und so zu einem regelmäßigen Muster führen (VACQUIER 1972, KIRSCHVINK ET AL. 1986).

Der Funktionsbereich des Magnetkompasses bei Vögeln scheint eng an das jeweils vorliegende Magnetfeld angepasst zu sein. Wurden im lokalen, geomagnetischen Feld gefangene und gehaltene Rotkehlchen im Experiment

einem künstlichen Feld 20-30% verstärkter oder abgeschwächter Intensität ausgesetzt, konnten die Tiere sich nicht mehr orientieren (WILTCHKO 1978). Dieser Funktionsbereich ist allerdings nicht fixiert. Rotkehlchen, die drei Tage in den experimentellen Feldern gehalten wurden, konnten sich nach dieser Eingewöhnungszeit im Test unter den höheren bzw. niedrigeren Intensitäten orientieren. Zusätzlich verloren sie nicht die Fähigkeit sich im lokalen Feld zu orientieren, allerdings wurde Desorientierung in einem intermediären Feld beobachtet. Das heißt, der funktionelle Bereich des Kompasses ist nicht einfach verschoben oder erweitert worden. Vögel scheinen sich nur in Feldstärken orientieren zu können, die sie vorher schon einmal erfahren haben. Es wird diskutiert, dass diese Flexibilität es den Vögeln ermöglicht, sich auf die sich verändernden Totalintensitäten im Zugverlauf einzustellen, zumal wir heute wissen, dass eine sehr viel kürzere Zeitspanne ausreicht, um sich an die veränderten Felder zu gewöhnen (WILTCHKO ET AL. 2006).

1.4 Nicht-Kompassorientierung

Durch ihre Natur, in Form von Gradienten vom Südpol zum Nordpol zu verlaufen, können sowohl die magnetische Totalintensität, als auch die Inklination Informationen liefern, die zu einer weltweiten Positionsbestimmung genutzt werden können.

Im Falle der Totalintensität würde zum Beispiel ein Vogel mit dem Sammeln von Flugerfahrung lernen, dass die Totalintensität nach Norden hin zunimmt. Befindet er sich also an einem ihm unbekannten Ort mit stärkerer magnetischer Intensität, „wüsste“ der Vogel, dass er nördlicher ist als sein Heimatort und könnte nach Süden fliegen, um dorthin zurückzugelangen.

Erste Hinweise für die Nutzung von geomagnetischen Parametern in Form einer Navigationskarte erhielt man bei der Beobachtung von Brieftauben. KEETON korrelierte 1974 die Abweichungen der Verschwinderichtungen am Auflassort mit zeitlichen Änderungen des Magnetfeldes. WALCOTT (1978) konnte in einer späteren Studie zeigen, dass Tauben, die innerhalb einer magnetischen Anomalie aufgelassen wurden, abhängig von der Steilheit des Intensitätsgradienten des lokalen Magnetfeldes eine Zunahme der Streuung des Abflugwinkels bis hin zu einer Desorientierung zeigten.

In neueren Studien konnten direkte Beweise für die Nutzung von magnetischen Faktoren als Navigationshilfen geliefert werden. Sowohl für eine Langustenart (*Panulirus argus*), als auch für eine Meeresschildkrötenart (*Chelonia mydas*) konnte nachgewiesen werden, dass die Tiere Inklinations- und Intensitätsänderungen des Magnetfeldes nutzen, um in ihre Ausgangsposition zurückzukehren (BOLES & LOHMANN 2003, LOHMANN ET AL. 2004). In einem Laborexperiment wurden die vor Ort gefangenen Tiere dafür einem künstlichen Magnetfeld ausgesetzt, das z.B. einem Feld entsprach, welches unter natürlichen Gegebenheiten weiter nördlich vorliegt (stärkere Intensität und größere Inklination). Sowohl die Langusten als auch die Meeresschildkröten kehrten unter dieser Bedingung ihre Vorzugsrichtung um und bewegten sich in die Richtung, die sie wieder nach Hause gebracht hätte.

Totalintensität und/oder Inklination können darüber hinaus auch als 'sign-posts' fungieren, also spezifische, regionale Marker, die für die Tiere kritische magnetische Gegebenheiten widerspiegeln, bei denen sie in einer ganz bestimmten Art und Weise reagieren müssen.

Ein Beispiel hierfür ist eine Studie von BECK & WILTSCHKO (1988) mit handaufgezogenen Trauerschnäppern. Die zentraleuropäische Population dieser

Vögel zieht erst süd-westlich über die iberische Halbinsel bis Gibraltar und wechselt dort auf einen süd-östlichen Kurs, der die Tiere in ihre afrikanischen Überwinterungsgebiete bringt. Im lokalen Frankfurter Magnetfeld unter Laborbedingungen getestet, zeigten die Vögel in der beginnenden Herbstzugphase süd-westliche Vorzugsrichtungen, die nur in süd-östliche Richtungspräferenzen umgesetzt werden konnten, wenn den Tieren künstlich ein Feld präsentiert wurde, welches dem Erdmagnetfeld Nordafrikas entsprach. Diese magnetischen Bedingungen dienten also als angeborene 'sign-posts', die die zweite Zugphase einleiten und die Tiere dazu befähigen, ökologische Barrieren wie die Alpen, das Mittelmeer und die Zentralsahara zu umgehen.

Ein ähnliches Verhalten wurde auch für frisch geschlüpfte Meeresschildkröten dokumentiert (LOHMANN & LOHMANN 1994, 1996, LOHMANN ET AL. 2001). Junge Karettschildkröten verbringen die erste Zeit ihres Lebens eher passiv flottierend in Meeresströmungen, bevor sie groß genug sind, aktiv spezifische Fressgründe anzuschwimmen. In einem Tank im Labor getestet, wechselten sie an bestimmten kritischen Stellen der künstlich nachempfundenen Magnetfelder der Nordatlantikströmung ihre Richtung, wobei in diesen Studien gezeigt werden konnte, dass Intensitätsänderungen, Inklinationsänderungen und die Kombination beider Parameter perzipiert und in eine geänderte Verhaltensantwort umgesetzt werden können.

1.5 Magnetrezeption

Obwohl die Nutzung unterschiedlicher geomagnetischer Parameter als Navigationshilfen nachgewiesen wurde, bleiben Fragen über die Perzeption des Magnetfeldes noch immer offen. Die Natur der magnetischen Parameter, die für unterschiedliche Aufgaben genutzt werden, machen es eher unwahrscheinlich,

dass sie nur einem Mechanismus unterliegen. Der Magnetkompass antwortet nicht auf derart kleine Intensitätsänderungen, wie man sie für ihre Nutzung als Navigationskartenkomponente brauchen würde, da sich Änderungen in dieser Größenordnung noch innerhalb des funktionalen Fensters des Kompasssystems befinden und deshalb ausgefiltert werden würden. Umgekehrt könnte ein Mechanismus, der auf die Detektion kleinster Intensitätsänderungen ausgelegt ist, sicher schlecht die Richtung des Magnetfeldes mit ausreichender Genauigkeit messen. Wir müssen deshalb davon ausgehen, dass Tiere spezialisierte Rezeptoren besitzen, die auf der einen Seite magnetische Intensitäten und auf der anderen Seite magnetische Richtungen messen. Neueste Forschungen sind deshalb darauf ausgerichtet, verantwortliche Rezeptoren, ihren Bau und ihre Wirkungsweise aufzudecken.

Verhaltensexperimente gaben Auskunft über die Funktionsweise des Magnetkompasses, physiologische Untersuchungen konnten darauf hinweisen, wie das Erdmagnetfeld wahrgenommen wird. Beide Forschungsgebiete führten zu zwei voneinander unabhängigen Modellen zur Magnetfeldwahrnehmung bei Vögeln, die auf der Detektion unterschiedlicher Parameter des Feldes basieren:

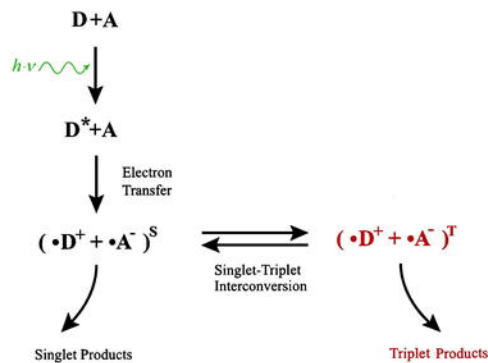
1. ein lichtabhängiger Prozess, der den axialen Verlauf und die Inklinaton der geomagnetischen Feldlinien detektiert und die Vögel mit Kompassinformationen versorgt (siehe Kapitel 1.6) und
2. ein auf biogenem Magnetit basierender Prozess, der die Vögel mit Karteninformation versorgt (siehe Kapitel 1.7).

1.6 Der Radikalpaar-Mechanismus

LEASK (1977) schlug erstmals mit seinem sogenannten „optical pumping model“ einen Mechanismus der Magnetfeldperzeption vor, der auf einer lichtabhängigen, biochemischen Reaktion von Makromolekülen beruht. Die durch Photonenabsorption in einen Triplett-Zustand angeregten Makromoleküle reagieren in Abhängigkeit ihrer relativen Lage zur Magnetfeldrichtung. LEASK führt dies auf einen Resonanzeffekt zwischen den Schwingungen der jeweiligen Triplettform eines Moleküls im visuellen System (z. B. Rhodopsin, Iodopsin o. ä.) und der Ausrichtung und/oder der Intensität des vorliegenden Magnetfeldes zurück. SCHULTEN & WINDEMUTH entwickelten 1986 das Model des „chemischen Kompasses“. Bei diesem Mechanismus wird angenommen, dass das umgebende Magnetfeld in Wechselwirkung mit einer Radikalpaarreaktion tritt. Dabei werden Moleküle ähnlich der Photosynthese durch Licht in einen angeregten Zustand versetzt und bilden Radikalpaare, wobei die Spinrichtung des ungepaarten Elektrons abhängig ist von ihrer relativen Lage zum Magnetfeld. Es entstehen also angeregte Singlett- (entgegengesetzte Spinrichtung), bzw. angeregte Triplettprodukte (gleichgerichtete Spinrichtung), die chemisch unterschiedlich reagieren. Auch hier wurden als mögliche Reaktanten Photorezeptormoleküle vorgeschlagen und das visuelle System als möglicher Ort der Perzeption angenommen.

RITZ ET AL. (2000) verfeinerten diese Hypothese und schlugen Cryptochrome als magneto-sensitive Radikalbildner (GIOVANI ET AL. 2003) vor, da Rhodopsin und andere Opsine nicht in der Lage sind, Radikale zu bilden.

Cryptochrome sind als blaulichabsorbierende Photorezeptoren bei Pflanzen gut bekannt und werden in neueren Arbeiten auch für Tiere beschrieben (CASHMORE ET AL. 1999, zusammenfassend SANCAR 2003)

**Abb. 1.3**

Der Radikalpaarmechanismus. Durch Anregung durch ein Photon werden ein Donor D und ein Akzeptor A in ein Singlett-Radikalpaar^S überführt. Dieses kann in einen Triplet-Zustand^T übergehen. Die Übergangsreaktion ist abhängig von den vorliegenden Magnetfeld. Je nach Lage im Feld werden vermehrt Triplet- oder Singlettprodukte gebildet, die chemisch unterschiedlich reagieren (verändert nach RITZ ET AL. 2000).

Es konnte gezeigt werden, dass magnetische Felder in der Stärke des Erdmagnetfeldes zu einer signifikanten Änderung der Triplettausbeute führten, die von der Ausrichtung der Radikalpaare zum vorliegen Magnetfeld abhängig waren (Abb. 1.3). Da Tripletprodukte sich chemisch anders verhalten als Singlettprodukte, kann über einen Vergleich der Triplettausbeuten in verschiedenen Richtungen eine magnetische Kompassinformation gewonnen werden. Das setzt voraus, dass die magneto-sensitiven Rezeptoren in einer bestimmten Anordnung sphärisch fixiert sind, wie z.B. in der Retina. Würden sie abhängig von ihrer Ausrichtung im Magnetfeld zu einer veränderten Antwort führen, könnte der Vogel das Erdmagnetfeld „sehen“, d.h. die Radikalpaare würden ein charakteristisches Aktivitätsmuster über die Retina generieren. Die Tiere würden das Erdmagnetfeld als Lichtintensitätsänderung oder Farbvariation in ihrem Sehfeld wahrnehmen (Abb 1.4 links).

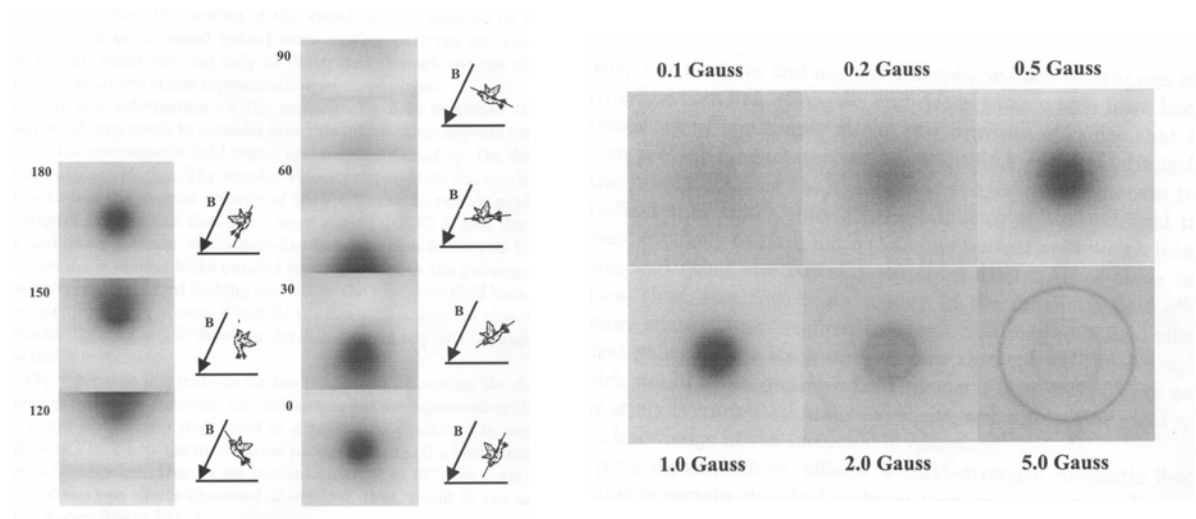


Abb. 1.4 Die von einem Radikalpaarprozess möglicherweise generierten, magnetfeldabhängigen Muster auf der Retina der Vögel

Diese Muster, deren spezifische Ausprägung von der Magnetfeldintensität abhängig ist, wäre zentralsymmetrisch um die Achse der Feldlinien angeordnet und würde so die axiale Natur des Inklinationskompasses bei Vögeln, Salamandern und Meeresschildkröten erklären. Zudem wird eine Erklärung für den schmalen Funktionsbereich dieser Kompassart gegeben, aber auch seine Fähigkeit, durch Gewöhnungseffekte ausgedehnt zu werden. Würde ein Vogel einer magnetischen Intensität außerhalb seines Funktionsbereiches ausgesetzt werden, könnte er dieses neue, abgeschwächte oder verstärkte Aktivitätsmuster spontan nicht interpretieren. Aufgrund der weiterhin bestehenden Zentralsymmetrie um die unveränderte Achse der Feldlinien könnte er aber vielleicht nach einer gegebenen Zeit dieses neue Muster erlernen und in die richtige Kompassrichtung umsetzen (Abb1.4 rechts).

Bei Vögeln ist bekannt, dass Magnetrezeption im rechten Auge stattfindet. Wurden Rotkehlchen mit einem abgedeckten rechten Auge getestet, konnten sie sich nicht orientieren, war das linke abgedeckt und das rechte Auge offen, orientierte sich der Vogel in Zugrichtung und drehte bei Umkehr der

Vertikalkomponente entsprechend mit (WILTSCHKO ET AL. 2002 a). Weiterhin wird dieses Modell unterstützt von Ergebnissen, die Cryptochrom in der Vogelretina nachweisen (BAILEY ET AL. 2002, HAQUE ET AL. 2002, MÖLLER ET AL. 2004, MOURITSEN ET AL. 2004).

Für all diese Photopigmenttheorien wird externe Energie benötigt und schon 1977 forderte LEASK, dass die Magnetfeldwahrnehmung an Licht gebunden sein muss. Diese Annahmen führten zu Heimkehrversuchen mit Tauben und zu Orientierungsexperimenten mit Zugvögeln unter Licht verschiedener Wellenlänge. Erste Ergebnisse mit jungen, unerfahrenen Brieftauben zeigten, dass sie sich nach einer Verfrachtung in absoluter Dunkelheit, oder unter langwelligem, roten Licht (660 nm) am Auflassort nicht nach Hause orientieren konnten. Wurden sie dagegen unter grünem Licht (565 nm) oder natürlichem Licht, das das ganze Spektrum abdeckt, verfrachtet, konnten sie sich in Heimrichtung orientieren (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1981, 1998).

Weitere Hinweise auf die Beteiligung lichtempfindlicher Moleküle mit wellenlängenabhängiger Reaktionsfähigkeit gaben Versuche mit Zugvögeln unter monochromatischem Licht (produziert von LED's, 'light emitting diodes', mit einer mittleren Bandbreite von 30-50 nm) verschiedenster Wellenlängen, wobei das Aufsuchen der jeweiligen Migrationsrichtung als Kriterium gewertet wurde, ob der Vogel in einer gegebenen Situation über normale Richtungsinformationen vom Erdmagnetfeld verfügt oder nicht.

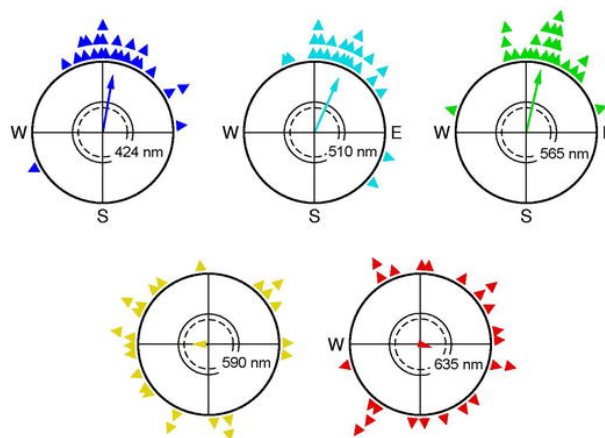


Abb. 1.5 Rotkehlchenorientierung im Frühjahr unter monochromatischen Lichtern unterschiedlicher Wellenlängen. Dreiecke bezeichnen die Mittelrichtung eines Einzelvogels, der Pfeil repräsentiert die resultierende Mittelrichtung für die jeweilige Bedingung. Innerer gestrichelter Kreis: 5% Signifikanzniveau des Rayleigh-Test, durchgezogener Kreis: 1% Niveau (Daten nach WILTSCHKO & WILTSCHKO 2002)

Rotkehlchen wurden unter monochromatischem Licht zwischen 424 nm (blau) und 645 nm (rot) getestet. Das in Abb.1.5 dargestellte Verhaltensmuster konnte beobachtet werden. Die Vögel orientierten sich signifikant in ihre Zugrichtung unter blauem, türkisem und grünem Licht. Unter gelbem und rotem Licht wurde desorientiertes Verhalten beobachtet (WILTSCHKO & WILTSCHKO 1999 c). Ähnliche Verhaltensantworten sind bekannt für andere Singvogelarten und für Brieftauben (WILTSCHKO ET AL. 1993 b, WILTSCHKO & WILTSCHKO 1995 b, 1998, 2001, MUNRO ET AL. 1997, RAPPL ET AL. 2000). Abb. 1.6 zeigt eine Zusammenfassung.

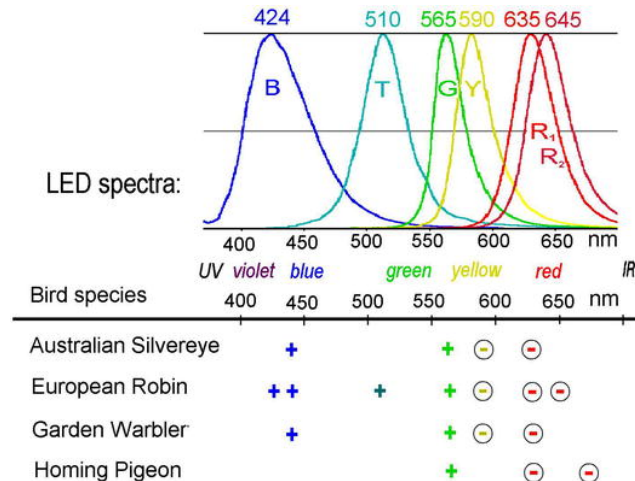


Abb. 1.6 Orientierungsverhalten von vier Vogelarten unter monochromatischem Licht. Oberer Teil: Spektren der verwendeten LEDs. Unterer Teil: + bedeutet orientiertes Verhalten, - Desorientierung (nach WILTSCHKO & WILTSCHKO 2002)

Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass Magnetrezeption ab einer Wellenlänge über 565 nm kritisch wird. MUHEIM ET AL. (2002) konnte durch den Einsatz von Interferenzfiltern mit einer mittleren Bandbreite von nur 10 nm den abrupten Abbruch von orientiertem zu desorientiertem Verhalten sogar auf einen Wellenlängenbereich von 561-568 nm eingrenzen. Unter bestimmten Bedingungen, wie zum Beispiel der Intensitätsabschwächung von rotem Licht (MUHEIM ET AL. 2002) zeigen die Vögel allerdings trotzdem Orientierung unter langwelligem Licht, wenn diese Orientierung auch nicht der erwarteten Zugrichtung entsprach. Die an Licht gebundene Magnetrezeption scheint also nicht nur wellenlängen-, sondern auch intensitätsabhängig zu sein.

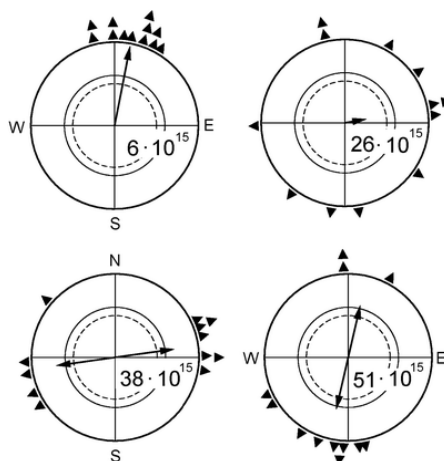


Abb. 1.7 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität. Der jeweilige Quantenfluss ist in $\text{quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$ angegeben. Symbole wie in Abb. 1.5.

Abweichungen von der erwarteten Zugrichtung wurden unter hohen Intensitäten bei Lichtern verschiedener Wellenlängen festgestellt (WILTSCHKO ET AL. 2000, WILTSCHKO & WILTSCHKO 2001), wobei die getesteten Tiere vermehrt axiales Verhalten zeigten, das heißt anstelle einer eindeutigen Richtungsbevorzugung wurde eine bestimmte Achse bei der Orientierung aufgesucht (Abb. 1.7). Bei australischen Brillenvögeln, die unter blauem und grünem Licht hoher Intensität getestet wurden, konnte zusätzlich gezeigt werden, dass kein Inklinationskompass mehr zum Aufsuchen der abweichenden Richtungsachse eingesetzt wurde. Die Vögel reagierten nicht mehr auf die Umkehr der Vertikalkomponente des Magnetfeldes, wobei sie auf die Umkehr der Horizontalkomponente weiterhin mit einer Umkehr ihrer Vorzugsrichtung reagierten (WILTSCHKO ET AL. 2003), was auf den Einsatz eines Polaritätskompasses schließen lässt.

Ein ähnliches Verhalten wurde bei Rotkehlchen gefunden, die unter einer Kombination aus Licht des blau-grünen Bereichs des Spektrums mit gelbem Licht getestet wurden (WILTSCHKO ET AL. 2004). Ausgehend von der Fragestellung, ob gelbes Licht „neutral“ ist und nicht perzipiert wird, wurde blaues und grünes Licht, also Licht einer Wellenlänge, die sonst zu einer exzellenten Orientierung führt, mit gelbem gemischt, um Rückschlüsse auf die Anzahl der beteiligten Rezeptoren zu ziehen. Tests unter den Mischlichtern Blau/Gelb (Richtungsbevorzugung sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr immer südlich) und Grün/Gelb (Richtungsbevorzugung sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr immer nördlich) führten zu unimodalen Richtungsbevorzugungen, die keiner saisonalen Umkehr unterworfen waren und die als sogenannte „Fixrichtungen“ bezeichnet wurden. Für beide Bedingungen konnte ebenfalls gezeigt werden, dass kein Inklinationskompass beteiligt ist, die Fixrichtung aber dennoch von der

Richtung des vorliegenden Magnetfeldes abhängig war und auch von der Wellenlänge des zu Gelb zugemischten Lichtes.

Elektrophysiologische Untersuchungen zeigten, dass Neurone von Brieftauben in bestimmten Teilen des visuellen Systems, im *nucleus of the basic optic root* (nBOR) und im *tectum opticum*, auf Richtungsänderungen des Magnetfeldes reagieren (SEMM ET AL. 1984). Diese Beobachtungen decken sich mit den Voraussagen des Radikalpaarmodells, da Effekte nur in Anwesenheit von Licht und bei einer intakten Retina und intaktem Sehnerv auftauchten. Wenn die Augen mit monochromatischen Lichtern unterschiedlicher Wellenlängen bestrahlt wurden, konnte eine maximale, magnetische Empfindlichkeit unter 503 nm und 582 nm festgestellt werden (SEMM & DEMAINE 1986).

1.7 Magnetit-basierende Magnetfeldwahrnehmung

Es wird vermutet, daß biogenes Magnetit, das in Geweben verschiedenster Tiere nachgewiesen wurde (zusammenfassend KIRSCHVINK ET AL. 1985), eine entscheidende Rolle im Zusammenhang mit einer möglichen Magnetkarte spielt. Magnetit ist eine spezifische Form des Eisen-III-Oxids (Fe_3O_4), dessen magnetische Eigenschaften von der Größe und Form seiner Partikel abhängt. Die für die Magnetfeldwahrnehmung bei Tieren involvierten Partikel sind zumindest teilweise als single-domain (SD; Partikelgröße zwischen 1.2 μm und 0.05 μm ; wirken durch ihr stabiles, magnetisches Moment wie kleine Permanentmagneten) Magnetit Kristalle (MANN ET AL. 1988, WALKER ET AL. 1997 bei Fischen, BEASON & NICHOLS 1984, BEASON & BRENNON 1986, WILLIAMS & WILD 2001 bei Vögeln) oder superparamagnetische Magnetit Kristalle (SP; Partikel noch kleiner; bei Raumtemperatur ist die thermische Energie in diesem Fall größer als die

Wechselwirkungsenergie der magnetischen Momente, die dadurch völlig ungeordnet sind, sich aber in Anwesenheit eines externen Magnetfeldes ausrichten lassen) identifiziert worden (HANZLIK ET AL. 2000, WINKELHOFER ET AL. 2001).

Modelle zur magnetitbasierenden Magnetfeldwahrnehmung wurden für beide Partikelarten vorgeschlagen. Kettenförmige, längliche SD-Partikel, welche ein magnetisches Moment entlang ihrer Achse besitzen, könnten mit einem geeigneten Transduktionsmechanismus (z.B. Mechanorezeptor oder mechanisch gesteuerter Ionenkanal) verbunden sein und bei einer Drehung des umgebenden Magnetfeldes beispielsweise die Änderung der Membrandurchlässigkeit bewirken (KIRSCHVINK & GOULD 1981, YORKE 1985, EDMONDS 1992, WALKER ET AL. 2002).

SHCHERBAKOV & WINKELHOFER (1999) beschreiben dagegen ein Modell, in dem die viel kleineren SP-Partikel in Clustern verteilt in einer Flüssigkeit und von einer biologischen Membran umgeben durch Verformung durch das äussere Feld einen mechanosensitiven Membrankanal aktivieren.

In einer neueren Arbeit wird SP-Magnetit bei Tauben beschrieben, wo es in dichten Clustern vorkommt und in einem kuppelförmigen Gerüst aus Eisenplättchen eingebettet ist (FLEISSNER ET AL. 2003). Diese Strukturen wurden in freien Nervenendigungen des *ramus ophthalmicus* gefunden und könnten durch Deformation durch das anliegende Feld Membrankanäle aktivieren, die Aktionspotentiale ausbilden, die über den *nervus trigeminus* an das Hirn weitergeleitet würden.

Sowohl SD- als auch SP-Magnetit kann vorhersagbar durch einen starken magnetischen Puls beeinflusst werden. In verhaltensbiologischen Tests wurden Vögel einem 0.5 Tesla starken und nur 3-5 ms kurzen Puls ausgesetzt, der die Magnetisierung der Magnetitkristalle umkehrt und somit den Kartensinn der Tiere

stören sollte. Ältere Vögel mit Zugerfahrung und der Fähigkeit auf eine erlernte magnetische Karte zurückzugreifen antworteten auf diese Behandlung tatsächlich mit einer Drehung ihrer Vorzugsrichtung (WILTCHKO ET AL. 1994, BEASON ET AL. 1995, BEASON & SEMM 1996, WILTCHKO ET AL. 1998, 2002). Junge, unerfahrene Vögel dagegen zeigten keine Änderung ihres Verhaltens, was in Übereinstimmung mit der Annahme ist, dass sie in diesem Entwicklungszustand noch keine magnetische Karte nutzen (MUNRO ET AL. 1997 b).

Wie schon beschrieben wurden Magnetitpartikel bei Fischen und Vögeln in Regionen des Kopfes gefunden, die vom *ramus ophthalmicus*, einem Zweig des *nervus trigeminus* innerviert werden. Elektrophysiologische Ableitungen am ophthalmischen Nerven des Reisstärlings zeigten sowohl bei Änderung der Horizontalkomponente als auch bei Änderung der Vertikalkomponente des umgebenden Magnetfeldes modulierte Aktivitäten der Nervenzellen (BEASON & SEMM 1987). In einer späteren Studie (SEMM & BEASON 1990) konnten Bereiche des ophthalmischen Systemes identifiziert werden, die schon auf Intensitätsänderungen der Größenordnung von 200 nT antworteten, wenn die Richtung des Magnetfeldes konstant gehalten wurde. Ableitungen am trigeminalen Ganglion (SEMM & BEASON 1990) des Reisstärlings, am ophthalmischen Nerven des Zebrafisches (HOLTKAMP-RÖTZLER 1990) und Stares (BEASON 1994) und am korrespondierenden Nerven bei der Forelle (WALKER ET AL. 1997) zeigten ähnliche Effekte auf die Intensitätsänderung des umgebenden Magnetfeldes. Zugerfahrene Reisstärlinge reagieren auf einen starken Magnetpuls mit einer Drehung ihrer Vorzugsrichtung, was auf die Beteiligung Magnetit basierender Rezeptoren schliessen lässt. Wurde den Vögeln der ophthalmische Nerv mit einem Lokalanästhetikum ausgeschaltet, zeigten sich die Vögel unbeeinträchtigt von einem vorangegangenen Magnetpuls, verloren aber auch

nicht ihre Fähigkeit, sich in Zugrichtung zu orientieren. Das heißt, dass der Puls keine Auswirkung auf den Kompassmechanismus der Vögel hatte (BEASON & SEMM 1996).

1.8 Fragestellung

Der magnetische Sinn ist bis heute das am wenigsten verstandene sensorische System, was es meiner Meinung nach so interessant macht, weiter untersucht zu werden.

Bisher konnte allein für den Magnetkompass der Vögel ein Mechanismus der Magnetperzeption identifiziert werden. In Verhaltensversuchen, die Zugorientierung als Kriterium einsetzten, ob Magnetrezeption ungestört abläuft oder nicht, konnte dieser Mechanismus analysiert werden. Diese Experimente zeigten, dass der Magnetrezeptionsmechanismus lichtabhängig ist. Durch den Einsatz von Hochfrequenzfeldern als diagnostisches Werkzeug, konnte darüber hinaus gezeigt werden, dass der Magnetkompass der Vögel auf einem Radikalpaarprozess basiert.

Dennoch konnten unter bestimmten künstlichen Lichtbedingungen Verhaltensantworten beobachtet werden, die von der normalen Zugorientierung abwichen. Anscheinend konnten die Vögel unter diesen Bedingungen die Informationen des Erdmagnetfeldes nicht dazu nutzen ihre jahreszeitabhängige Zugrichtung aufzusuchen.

Die Komplexität der unterliegenden Mechanismen, die sich in Abweichungen von erwarteten Zugrichtungen, Fixrichtungen und Adaptationsmöglichkeiten manifestiert, hat mich dazu geführt, gerade solche Verhaltensantworten genauer zu analysieren, die nicht dem normalen Zugverhalten entsprechen. Ein besonderes Augenmerk wurde in Hinsicht dieser Nicht-Kompass-Antworten auf ein

mögliches Zusammenspiel der beiden in Kapitel 1.6 und 1.7 beschriebenen Rezeptionssysteme, Radikalpaarmechanismus und Magnetit-basierende Magnetfeldwahrnehmung, gelegt. Darüber hinaus habe ich ein Modell entwickelt, das es in Zukunft möglich machen soll, vorhersagbare Versuchsbedingungen zu postulieren und sie in Verhaltensexperimenten zu überprüfen.

2. Material und Methode

2.1. Das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*)

Das Rotkehlchen *Erithacus rubecula* ist systematisch in die Ordnung der Passeriformes (Sperlingsvögel), die Familie der Turdidae (Drosselvögel) und die Unterfamilie der Erithacinae einzuordnen. Die adulten Vögel sind etwas kleiner als ein Sperling (Gesamtlänge durchschnittlich 138 mm, Flügelspannweite 22 mm, Flügellänge 67-79 mm), rundlich, mit großem Kopf und großem Auge. Auffällig ist die orangerote Färbung von Stirn, Zügel und Augenumgebung bis zur Hinterbrust, wobei kein Geschlechtsdimorphismus besteht (Abb. 2.1).



Abb. 2.1 Das Rotkehlchen
Erithacus rubecula



Abb. 2.2 Brutareal von *Erithacus rubecula* (grün)
(verändert nach ZINK 1973)

Rotkehlchen besiedeln die borealen, gemäßigten und mediterranen Zonen der Westpaläarktis. Das Brutgebiet erstreckt sich von Nordafrika über Portugal, Spanien und den Inseln des Ostatlantiks über West-, Mittel- und Osteuropa bis ins westliche Sibirien (bis 85°E). Im Norden bis ins nördliche Fennoskandien über den Polarkreis (bis > 69°N) und in Russland bis maximal 65°N. Im Süden umfasst das Brutgebiet die Mittelmeerländer, Nordanatolien, den Kaukasus und die Südumrandung des Kaspischen Meeres (Abb. 2.2).

Im größten Teil seines Brutgebietes ist das Rotkehlchen ein typischer Teilzieher. Höher gelegene und nördliche Arealteile werden ganz geräumt, wobei einzelne Populationen auf Island, in Südsandinavien und in Mitteleuropa auch in Polen und den Niederungen der Tschechei überwintern. Die Wintervögel in Mitteleuropa sind nur zu kleinen Teilen einheimische Brüter, sondern größtenteils Brüter aus Nordeuropa.

Je nach Brutgebiet müssen Rotkehlchen unterschiedlich weite Strecken in ihr Überwinterungsgebiet zurücklegen, das in Mittel- und Westeuropa bis hin zur nordafrikanischen Mittelmeerküste liegt. Die maximale Zugdistanz beträgt 2800 Kilometer. Während der Zugzeit ändert sich das Verhalten der Tiere von einer Tag- bis Dämmerungsaktivität hin zu einer Nachtaktivität. Die mittlere Zugleistung pro Nacht beträgt 40 bis 90 Kilometer, auf dem Heimzug können allerdings bis zu maximal 750 Kilometer in drei Nächten zurückgelegt werden. Der Wegzug in Nord- und Mitteleuropa beginnt Ende August und erreicht zwischen September und Oktober seinen Höhepunkt. Jungvögel ziehen meist etwas früher als Altvögel (bisher alles BEZZEL 1993). Aus Ringwiederfunden lässt sich eine Zugrichtung von Süd-West bis Süd-Süd-West rekonstruieren, mit einem Streuungswinkel von bis zu 65° (PÄTZOLD 1995).

Ab Anfang März treffen die Rotkehlchen auf ihrem Frühjahrszug in die Brutgebiete wieder in Mitteleuropa ein. Nachzügler erreichen ihre Brutplätze im Norden bis Mitte Mai. Die Zugrichtung auf dem Heimzug liegt bei Nord-Ost bis Nord-Nord-Ost (GLUTZ v. BLOTZHEIM 1988).

Das Zugverhalten mitteleuropäischer Rotkehlchen ist teilweise erblich, doch deuten Ringwiederfunde auch auf Änderungen des individuellen Zugverhaltens von Jahr zu Jahr hin.

Während der Brutzeit ernähren sich Rotkehlchen fast ausschließlich von Kleintieren, im Spätsommer und Herbst kommen Beeren und weiche Früchte dazu, während sie sich in ihren südlichen Überwinterungsgebieten hauptsächlich vegetarisch ernähren (BEZZEL 1993).

2.2. Herkunft, Alter und Fang der Versuchstiere

Der vorgelegten Arbeit liegen sechs Datensätze vor, die jeweils einer der Zugphasen der Tiere unter natürlichen Bedingungen entsprechen. Im folgenden werden die Datensätze mit H in Kombination mit der entsprechenden Jahreszahl für den Herbstzug und mit VFj mit der entsprechenden Jahreszahl für den darauffolgenden Frühjahrszug definiert. Die Frühjahrtests wurden in allen Jahren schon ab Anfang Januar durchgeführt (deshalb VFj für Vorfrühjahr), um es den Vögeln zu ermöglichen, nach Abschluss der Versuche ab April auf den Zug nach Skandinavien zu gehen.

Die Rotkehlchen wurden jeweils ab Anfang September im Botanischen Garten der Johann Wolfgang Goethe-Universität (50° 08'N, 08° 40'O) auf ihrem Herbstzug in den Süden als Durchzieher gefangen. Dazu wurden Japannetze verwendet, die alle 30 Minuten kontrolliert wurden. Um sicherzustellen, dass es sich bei den Vögeln um Erstzieher skandinavischen Ursprungs handelt, wurden sofort nach dem Fang Gefieder-, Schnabel- und Schädelmerkmale untersucht, die den Rückschluss auf einen Jungvogel zulassen.

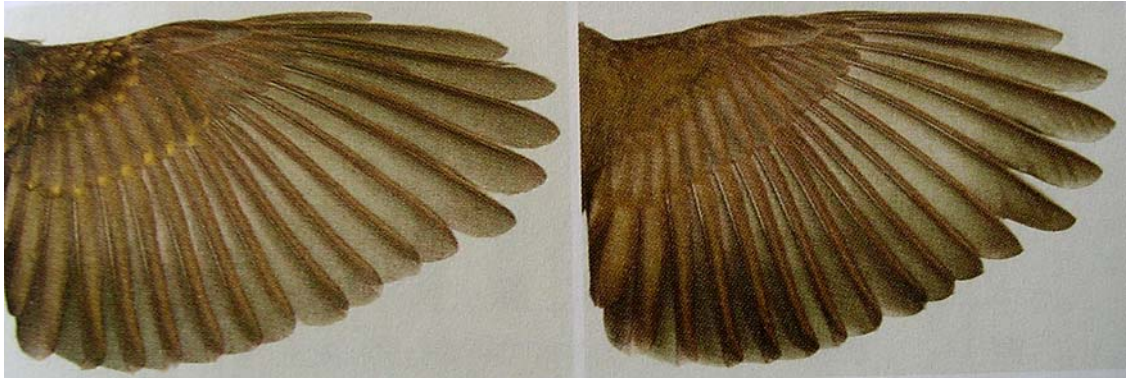


Abb. 2.3 Flügel eines Rotkehlchens ; A: Jungtier, B: Altvogel (aus GRAJETZKY 2000)

Jungvögel zeichnen sich durch ihre rahmfarbenen Spitzen der großen Armdecken und der Mausergrenze aus (Abb. 2.3). Zusätzlich wurden Gewicht und Flügellänge erfasst. Zugvögel verfügen in der Regel über eine größere Flügelspannweite als Standvögel, dazu kommt, dass Tiere kälterer Regionen größer sind als vergleichbare Arten wärmerer Regionen. Jungvögel, die den Kriterien Flügellänge ab 70 mm, Gewicht ab 14,5 Gramm nicht entsprachen, wurden sofort freigelassen. Die Fangperiode erstreckte sich über einen Zeitraum von 2-4 Wochen.

2.3. Haltungsbedingungen

Die Versuchsvögel wurden im Tierhaus des Biologiecampus der Johann Wolfgang Goethe-Universität in Einzelkäfigen (Breite 50 cm, Höhe 40 cm, Tiefe 40 cm) gehalten (Abb 2.4). Rotkehlchen verfügen über ein ausgeprägtes Revierverhalten, was eine Volierenhaltung ausschließt. Jeder Vogel wurde mit einem nummerierten Plastikring am Fuß markiert, um eine individuelle Zuordnung zu gewährleisten.



Abb. 2.4 Rotkehlchen-Haltungsraum der J. W. Goethe-Universität

Die künstliche Photoperiode im Haltungsraum wurde von zwei individuell steuerbaren Lichtkreisen produziert. Eine Lichtquelle befand sich an der Decke und bestand aus zwei Leuchtstoffröhren (Phillips TLM 65W/33RS), die zweite aus drei Röhren (Osram L 58W/360 Lumilux Daylight) an der gegenüberliegenden Wand der Haltungskäfige. Wurden beide Lichtquellen aktiviert, entsprach diese Beleuchtungssituation Tageslichtbedingungen, eine Dämmerung wurde simuliert, indem 15 Minuten zeitversetzt morgens und abends die Wandbeleuchtung deaktiviert wurde und der Raum nur vom Deckenlicht beleuchtet wurde.

Während der Herbstversuche wurde die Photoperiode in 15 Minutenschritten bis zu einem Hell/Dunkelverhältnis von 8/16 Stunden verkürzt und so den natürlich herrschenden Bedingungen angepasst (aktualisierte Informationen zur jeweiligen Tageslänge unter www.dnd-software.de/cgi-bin/sonne.php4). Ab Anfang Dezember wurden die Vögel konstant unter diesen Bedingungen gehalten. Um eine verfrühte Zugunruhe im darauffolgenden Frühjahr auszulösen, wurde jeweils

am 31. Dezember und am 2. Januar die Photoperiode in zwei Schritten auf ein Hell/Dunkelverhältnis von 13/11 Stunden verlängert. Dieses Verhältnis entspricht den Lichtbedingungen, welche in der Natur vorliegen, wenn die Vögel nach Beendigung der Vorfrühjahrsversuche ab Mitte März wieder in die Freiheit entlassen werden.

Denen im Herbst frisch gefangenen Vögeln wurde eine Eingewöhnungszeit von mindestens zwei Wochen bis Versuchsanfang gewährt. Während dieser Zeit wurden die Vögel jeden Tag gewogen (Feinwaage von Mettler P 2000N) und ad libitum mit Mehlwürmern (*Tenebrio-Larven*) gefüttert. Zusätzlich bekamen die Rotkehlchen ein handelsübliches Grasmückenfutter (Trockenmischung II, Aleckwa), welches mit Kalk (Faunavit Mineralfutter, Firma Klaus), Vitaminen (Naturavit Multivitamin, Natural Granen), Eifutter (CeDe) und frischgeriebenen Äpfeln und Karotten gemischt wurde, im Herbst wurden Holunderbeeren zugefüttert. Verlor ein Vogel während der Eingewöhnungsphase an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen an Gewicht, wurde er wieder in die Freiheit entlassen. Als kritisches Gewicht wurden 14 Gramm definiert, da ein Vogel mit einem Herbstgewicht von unter 13,5 Gramm im Winter kaum eine Überlebenschance hat (SAEMANN 1981). Während der Versuchsperiode wurde die Anzahl der Mehlwürmer an den Versuchstagen auf drei Stück pro Vogel reduziert, um die Zugbereitschaft zu erhöhen.

Nach Beendigung der Vorfrühjahrsversuche wurden nicht intakte Schwanz- und Schwungfedern gerupft, um ein Nachwachsen des Gefieders außerhalb der natürlichen Mauser zu induzieren (Postjuvenile Teilmauser Mitte Juni bis Ende August; postnuptale Vollmauser Anfang Juni bis Ende Juli). Auch während dieser Zeit und zwischen den beiden Versuchssaisons wurden die Vögel ad libitum mit Mehlwürmern versorgt.

Im Haltungsraum herrschten weitgehend konstante Temperaturbedingungen von etwa 17° C.

2.4. Versuchsaufbau

Alle Versuche wurden in lichtundurchlässigen Holzhütten im Garten des Biologiecampus durchgeführt (Abb. 2.5). Unter Kontrollbedingungen lag ein ungestörtes, lokales Magnetfeld von Frankfurt am Main (c.a. 48 000 nT, +66°) vor.



Abb. 2.5 Versuchshütten auf dem Gelände der J. W. Goethe-Universität

Unter Verwendung von paarweise angeordneten Helmholtz-Spulen (Durchmesser 1,70m á 38 Windungen) konnte das Feld in den jeweiligen Versuchsbedingungen manipuliert werden, indem entweder die Vertikal-, oder die Horizontalkomponente durch Aktivierung der Spulen verändert wurde.

Das Zugverhalten der Vögel wurde in Emlentrichtern (EMLEN & EMLLEN, 1966) registriert. Die konisch zulaufenden Trichter (Höhe: 15 cm, Durchmesser am Boden: 11 cm, Durchmesser Trichteröffnung: 34 cm) wurden mit fortlaufend nummeriertem und mit einem Nordstrich versehenen

Schreibmaschinenkorrekturpapier (Firma Tipp-Ex) ausgekleidet, auf dem der Vogel Kratzspuren hinterlässt, die zur späteren Analyse der Orientierungsleistung ausgezählt werden können.

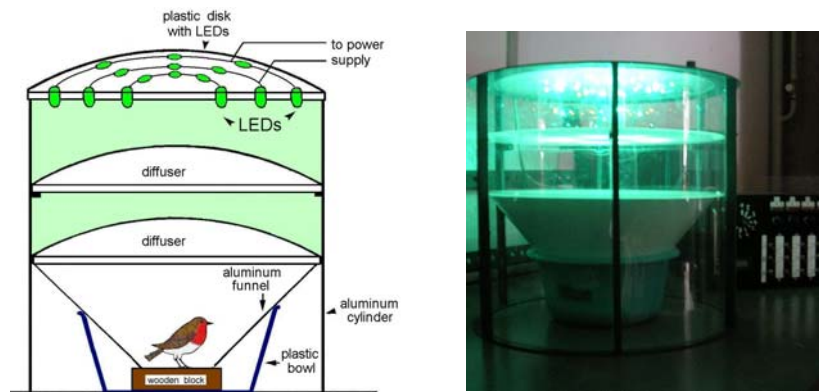


Abb. 2.6 Versuchsaufbau für Orientierungsexperimente in Emlentrichtern
 Links: Schematische Darstellung (Zeichnung: R.Wiltschko), Rechts: Aufbau mit einem Plexiglaszylinder, der die Sicht ins Innere ermöglicht.

Vor Versuchsbeginn wurden die so präparierten Trichter in den Versuchshütten aufgebaut, wobei sie mittels eines Kompasses mit ihrem Markierungsstrich Richtung magnetisch Nord gedreht wurden.

Über den Trichter wurde ein lichtdichter Aluminiumzylinder gestülpt (Durchmesser 42 cm, Höhe 35 cm), der zwei Diffusoren beinhaltet und oben von einer Plastikscheibe abgedeckt wurde, die die gleichmäßig in Ringen angeordneten Lumineszenzdioden (light emitting diodes; LED) trägt (Durchmesser der Diodenscheibe 36 cm, mit normalerweise drei Ringen á acht Dioden, um hohe Lichtintensitäten zu erreichen maximal fünf Ringe á 16 Dioden). Abb 2.6 A stellt einen schematischen Versuchsaufbau dar, wobei für das Foto ein Plexiglaszylinder benutzt wurde, um das Innere des Versuchsaufbaus zu verdeutlichen.

LEDs verfügen über konstante spektrale Eigenschaften, die sich durch eine relativ schmale Bandbreite abgestrahlten monochromatischen Lichtes auszeichnen. Die Intensität des Lichtes lässt sich über die Stromstärke des Netzgerätes variieren.

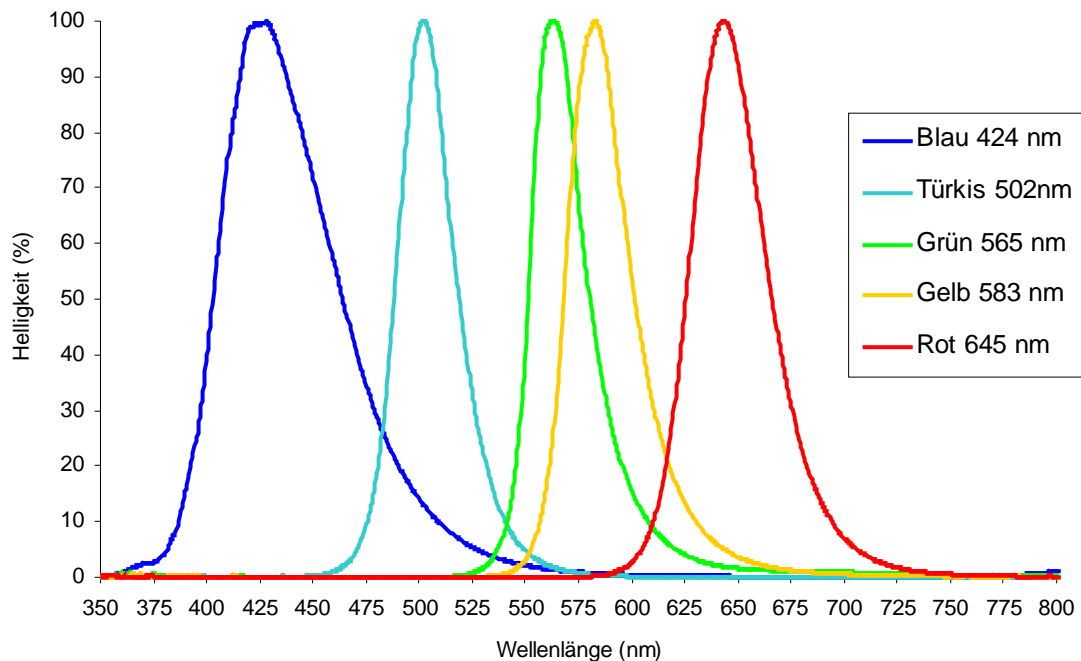


Abb. 2.7 Spektren der verwendeten LEDs

In Abb. 2.7 werden die spektralen Eigenschaften der verwendeten LEDs dargestellt, wie sie mit einem Spektrometer (Dual Faseroptik 16-001293, Ocean Optics) nachgemessen wurden. Die Absorptionsmaxima lagen für Blau (OL-UB 34180, Börsig) bei 424 nm, für Türkis (HLMP-CE 30, Lasertechnik) bei 502 nm, für Grün (HLMP-3950HP, Müttron) bei 565 nm, für Gelb (182885, Conrad) bei 583 nm und für Rot (182249, Conrad) bei 645 nm, bei einem Diodendurchmesser von 5 mm.

Innerhalb des Zylinders sorgten zwei Diffusoren für eine gleichmäßige Verteilung des abgestrahlten Lichtes. Die Lichtbedingungen wurden jeweils vor Versuchsbeginn mit einem Optometer (P9719 Gigahertz Optik mit RW-3703-2

SN1055 Visible Kopf, der in einem Messbereich von 400-800 nm funktioniert) nachgemessen.

2.5 Versuchsdurchführung

Rotkehlchen gehören zu den Nachtziehern, daher wurden die Vögel kurz vor dem Erlöschen des Lichtes im Haltungsraum in der nachempfundenen Dämmerungsphase gefangen und in ihrer subjektiv empfundenen Dunkelphase getestet. Vor Beginn der Versuche wurde schriftlich festgehalten, welcher Vogel in welcher Bedingung getestet wurde. Pro Versuchssaison wurde jeder Vogel, wenn möglich, drei Mal in jeder Bedingung getestet, dabei wurde darauf geachtet, dass in einer pseudozufälligen Verteilung die Bedingung für den Einzelvogel möglichst oft gewechselt wurde, um einen eventuellen Gewöhnungseffekt auszuschließen.

In einer lichtundurchlässigen Transportkiste aus Holz wurden die Vögel zum Versuchsort transportiert und in den Versuchshütten in die mit der Markierung nach Norden ausgerichteten Trichter eingesetzt. Nach einer Versuchsdauer von 75 min wurden die Vögel aus der Apparatur entnommen und wieder in ihren Haltungsraum zurücktransportiert.

2.6 Versuchsbedingungen

Im Folgenden werden die dieser Arbeit zugrunde liegenden sechs Datensätze tabellarisch aufgeführt. Die Intensitäten der Testlichter wurden jeweils so gewählt, dass Quantengleichheit mit der Grünkontrolle bestand. Die Intensitätserhöhungen der monochromatischen Lichter Blau und Grün wurden den Quantenfluss betreffend an eine vorangegangene Versuchsserie mit türkischem Licht angepasst.

2.6.1 Herbst 2003

Tab. 2.1 Versuchsbedingungen Herbst 2003

H03			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	2,1 mW/m ²
TY	Türkis/Gelbes Mischlicht im geomagnetischen Feld	502 nm	2,4 mW/m ²
		590 nm	2,0 mW/m ²
RG	Rot/Grünes Mischlicht im geomagnetischen Feld	645 nm	1,8 mW/m ²
		565 nm	2,1 mW/m ²
R1	Rot im geomagnetischen Feld	645 nm	1,0 mW/m ²

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter

Tabelle 2.1 zeigt die für diese Arbeit relevanten Versuchsbedingungen der Versuchssaison Herbst 2003. In dieser wie in den folgenden Tabellen werden die Kürzel der Versuchsbedingungen definiert, die im Folgenden benutzt werden.

2.6.2. Vorfrühjahr 2004

Tab. 2.2 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2004

VFj04			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	2,1 mW/m ²
TY	Türkis/Gelbes Mischlicht im geomagnetischen Feld	502 nm 590 nm	2,4 mW/m ² 2,0 mW/m ²
TY-V	Türkis/Gelbes Mischlicht, Vertikalkomponente umgekehrt	502 nm 590 nm	2,4 mW/m ² 2,0 mW/m ²
TY-H	Türkis/Gelbes Mischlicht, Horizontalkomponente umgekehrt	502 nm 590 nm	2,4 mW/m ² 2,0 mW/m ²
TYHFB	Türkis/Gelbes Mischlicht im Erdfeld, Breitband-Hochfrequenzfeld (0.1-10.0 MHz)	502 nm 590 nm	2,4 mW/m ² 2,0 mW/m ²
T	Türkis im geomagnetischen Feld	502 nm	2,4 mW/m ²
THFB	Türkis im Erdfeld, Breitband-Hochfrequenzfeld (0.1-10.0 MHz)	502 nm	2,4 mW/m ²
B	Blau im geomagnetischen Feld	424 nm	2,8 mW/m ²
B ₁₃	Blau im geomagnetischen Feld	424 nm	13,3 mW/m ²
B ₂₀	Blau im geomagnetischen Feld	424 nm	19,6 mW/m ²
B ₂₇	Blau im geomagnetischen Feld	424 nm	26,7 mW/m ²
RG	Rot/Grünes Mischlicht im geomagnetischen Feld	645 nm 565 nm	2,0 mW/m ² 2,1 mW/m ²

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter, MHz: Megahertz

Erläuterungen zu den künstlich erzeugten Feldern:

Wie schon in der Einleitung in Kapitel 1.3 beschrieben, können künstliche Magnetfelder dazu dienen, das Verhalten eines Vogel in einer bestimmten Lichtbedingung auf die Beteiligung eines Inklinationskompasses zu untersuchen. Wird die magnetische Richtung von dem getesteten Vogel mit Hilfe eines

Inklinationskompasses aufgesucht, führt sowohl die Umkehr der Vertikalkomponente als auch die Umkehr der Horizontalkomponente zu einer entsprechenden Umkehr der Vorzugsrichtung. Die Felder wurden jeweils vor Versuchsbeginn mittels eines Inklinatoriums (Leybold Didactic GmbH 51402) eingemessen. Die Spulen wurden durch handelsübliche Labornetzgeräte (Monacor PS-303) betrieben. Je nach Stromfluss und Ausrichtung der Spulenpaare wurde ein Feld erzeugt, das im folgenden mit -H (Horizontalkomponente umgedreht) abgekürzt wird, wenn gilt: magnetisch Nord wird um 180° nach Süden gedreht, Inklination und Totalintensität bleiben gleich. Entsprechend gilt für -V (Vertikalkomponente umgedreht): Inklination wird von $+66$ auf -66 umgekehrt bei gleichbleibender Totalintensität, magnetisch Nord bleibt magnetisch Nord.

Auf der anderen Seite dienen Hochfrequenzfelder als diagnostisches Werkzeug, um Radikalpaarbildung nachzuweisen. Die Singlett-Triplett-Übergangsrate kann signifikant von oszillierenden elektromagnetischen Feldern im Megahertzbereich gestört werden (RITZ ET AL. 2000). Theoretische Annahmen und in vitro Studien zeigen, dass in einem Bereich von 0.1-10 MHz Resonanzeffekte zu erwarten sind, wobei der Effekt des oszillierenden Feldes von seiner Ausrichtung zum Erdmagnetfeld abhängt. Diese Resonanzeffekte sind in der Regel sehr breitbandig und müssten deshalb bei jeder Frequenz in diesem Bereich zu einer Störung führen. Darüber hinaus wurde die Hochfrequenzspule waagrecht aufgebaut. Das erzeugte Feld stand somit in einem Winkel von 24° zum statischen Feld, was in einem vorangegangenen Versuch bei einer Einzelfrequenz zu desorientiertem Verhalten vorher gut orientierter Rotkehlchen geführt hatte (RITZ ET AL. 2004).

Um die Hochfrequenzfelder zu erzeugen, wurde ein Koaxialkabel (RG62A/U, 6.2 mm, 93Ω) um eine hölzerne Spule (Durchmesser 210 cm) gezogen und seine

Abschirmung auf einer Länge von 2 cm entfernt. Diese Spule war verbunden mit einem HF-Generator (Stanford Research Systems, Mod.DS34, 30 MHz Synthesized Generator) und einem HF-Verstärker (Amplifier Research AF Mod. 25W1000, 25 Watt, 1-100MHz). Die HF-Felder wurden jeden Tag vor Versuchsbeginn mit einem Spektrumanalysator (Hewlett & Packard HP89410A) und einer Sonde (Rohde & Schwarz, HZ-11816.2770.0, 100 kHz bis 2GHz) ausgemessen. Alle Komponenten die im Inneren der Hochfrequenzspule verwendet wurden, waren absolut metallfrei.

2.6.3 Herbst 2004

Tab. 2.3 Versuchsbedingungen Herbst 2004

H04			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	2,1 mW/m ²
RB	Rot/Blaues Mischlicht im geomagnetischen Feld	645 nm	1,7 mW/m ²
		424 nm	3,64 mW/m ²
B ₁₄	Blau im geomagnetischen Feld	424 nm	14,0 mW/m ²
YA-Y	Gelb adaptiert, Gelb im Erdfeld getestet	590 nm	1,8 mW/m ²
R1	Rot im geomagnetischen Feld	645 nm	1,0 mW/m ²
D	Im Dunklen im geomagnetischen Feld getestet	-	-

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter, -: keine Angabe möglich, da die Tiere in Dunkelheit getestet wurden

Erläuterung zu YA-Y (Gelb adaptiert Gelb; gleichzusetzen mit YpeY, Gelb präexponiert Gelb in der folgenden Saison):

Die Vögel wurden unter dieser Bedingung, dem Versuchsprotokoll vorangegangener Versuche mit rotem Licht folgend, am Versuchstag in einen separaten Raum umgesiedelt. Hier konnten sie sich in Einzelkäfigen mehrere

Stunden akklimatisieren, Futter und Wasser stand zur Verfügung. Eine Stunde bevor im Haltungsraum das Licht ausgegangen wäre, wurden dem Weißlicht im Vorgewöhnungsraum zwei Diodenleisten á 12 gelben LEDs zugeschaltet (590 nm, 187216, Conrad; ein Meter Abstand zu den Käfigen). Nach einer Stunde wurde das Raumlicht gelöscht und die Vögel verblieben für eine weitere Stunde in dem nur mehr gelben Licht. Dann wurden sie gefangen, in die lichtundurchlässige Transportkiste gesetzt und zu den Versuchshütten transportiert. Dort wurden sie nur unter schwacher Belichtung der umgedrehten gelben Testdiodenscheiben in den Versuch eingesetzt und 75 min unter Gelb getestet.

Vögel, die in absoluter Dunkelheit getestet wurden, wurden dem normalen Testprotokoll folgend behandelt. Die den Versuchsaufbau abdeckenden Diodenscheiben wurden in diesem Fall nicht aktiviert.

2.6.4 Vorfrühjahr 2005

Tab. 2.4 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2005

VFj05			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	2,7 mW/m ²
D	Im Dunklen im geomagnetischen Feld getestet	-	-
D-V	Im Dunklen getestet, Vertikalkomponente umgekehrt	-	-
D-H	Im Dunklen getestet, Horizontalkomponente umgekehrt	-	-
G _{12,7}	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	12,7 mW/m ²
G _{19,3}	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	19,3 mW/m ²
G _{25,5}	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	25,5 mW/m ²
RB	Rot/Blaues Mischlicht im geomagnetischen Feld	645 nm	1,7 mW/m ²
		424 nm	3,64 mW/m ²
YpeY	Gelb adaptiert, Gelb im Erdfeld getestet	590 nm	1,8 mW/m ²

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter

2.6.5 Herbst 2005

Tab. 2.5 Versuchsbedingungen Herbst 2005

H05			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	1,9 mW/m ²
D	Im Dunklen im geomagnetischen Feld getestet	-	-
D _{xy}	Im Dunklen im Erdfeld getestet, Oberschnabel betäubt	-	-
GY _{1/2}	Grün/Gelbes Mischlicht im Erdfeld, halbe Intensität	565 nm	0,95 mW/m ²
		590 nm	0,9 mW/m ²
R1	Rot im geomagnetischen Feld	645 nm	0,95mW/m ²
W	Weiß im geomagnetischen Feld	volles Spektrum	39.0 mW/m ²
W _{xy}	Weiß im Erdfeld getestet, Oberschnabel betäubt	volles Spektrum	39.0 mW/m ²

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter, -: keine Angabe möglich, da die Tiere in Dunkelheit getestet wurden

Erläuterungen zu den Betäubungsversuchen:

Direkt nach dem Fangen im Haltungsraum wurde den Vögeln mit einem Wattestäbchen Xylocain (2%-Lösung, Astra Zeneca) auf den Oberschnabel aufgebracht. Dann wurden sie umgehend in die Versuchshütten transportiert und in den jeweiligen Versuch eingesetzt. In der Weißlichtbedingung wurde das Testlicht von einer mittig angebrachten 30 Watt Glühbirne erzeugt, um die acht Emlentrichter kreisförmig gruppiert wurden. Sie waren nur von einem Diffusor abgedeckt.

2.6.6 Vorfrühjahr 2006

Tab. 2.7 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2006

VFj06			
Bedingung			
Kürzel	Erläuterung	λ	Intensität
G	Grün im geomagnetischen Feld	565 nm	1,9/m ²
G _{xy}	Grün im Erdfeld, Oberschnabel betäubt	565 nm	1,9/m ²
TY	Türkis/Gelbes Mischlicht im geomagnetischen Feld	502nm	2,4 mW/m ²
		590 nm	2,0 mW/m ²
TY _{xy}	Türkis/Gelbes Mischlicht im geomagnetischen Feld, Oberschnabel betäubt	502nm	2,4 mW/m ²
		590 nm	2,0 mW/m ²
R1	Rot im geomagnetischen Feld	645 nm	0,95 mW/m ²
D	Im Dunklen im geomagnetischen Feld getestet	-	-
GY _{1/2}	Grün/Gelbes Mischlicht im Erdfeld, halbe Intensität	565 nm	0,95 mW/m ²
		590 nm	0,9 mW/m ²
RT	Weiß getestet, Vögel trugen eine Brille, rechte Linse trüb, linke Linse klar	volles Spektrum	39.0 mW/m ²
RK	Weiß getestet, Vögel trugen eine Brille, rechte Linse klar, linke Linse trüb	volles Spektrum	39.0 mW/m ²

λ , Wellenlänge des Testlichtes in Nanometer, nm: Nanometer, mW/m²: Milliwatt pro Quadratmeter, -: keine Angabe möglich, da die Tiere in Dunkelheit getestet wurden

Erläuterung zu den Brillenversuchen:

Direkt nach dem Fangen wurde den Vögeln im Haltungsraum eine Brille aufgesetzt, die aus einer trüben Linse (matt, 13 mm Durchmesser) und einer klaren Linse (poliert, 13 mm Durchmesser) bestand. Die klare Linse war zusätzlich mit einer Occlusionsfolie (0.3, d.h. 70% Lichtdurchlässigkeit; Translucide, Ryser Optik) beklebt, um eine gleichmäßige Beleuchtungsintensität auf beiden Augen zu gewährleisten (Abb. 2.8). Die Linsen (Antonio Papaleo, Die Linse, Bochum) wurden mit Hilfe von Klebestreifen (Leukoplast, Beiersdorf AG)

am Kopf und am Schnabel des Vogels befestigt. Danach wurden die Vögel in die Versuchshütte transportiert und 75 min unter Weiß getestet.

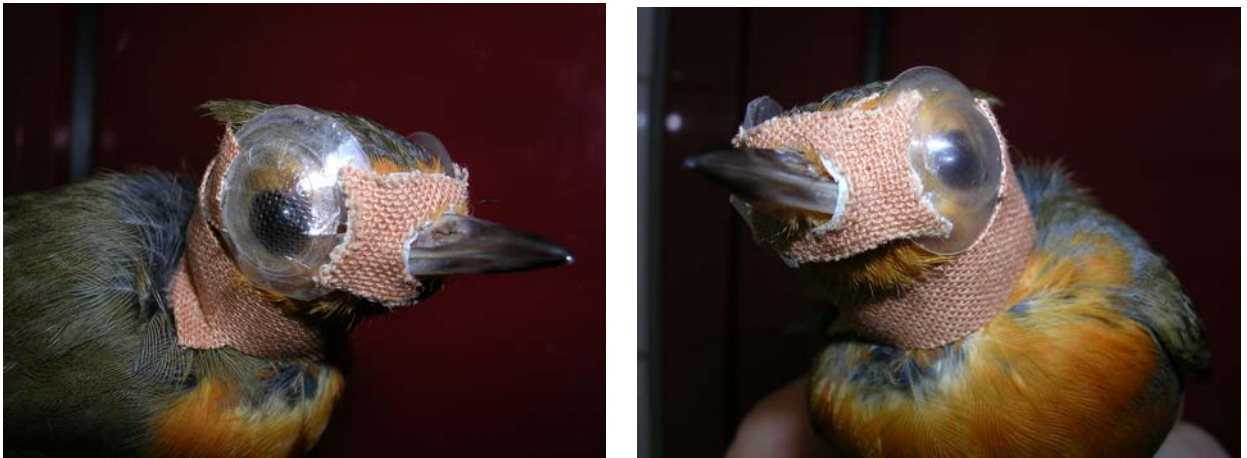


Abb.2.8 Ansicht auf ein Rotkehlchen mit Brille. Links: Klare Linse mit Occlusionsfolie; Rechts: Trübe Linse

2.7 Auswertung

Die von dem Vogel im Versuch hinterlassenen Kratzspuren auf dem TippEx-Papier wurden am nächsten Tag von einer Person ausgezählt, die mit der Versuchsnummer auf dem Papier keine Versuchsbedingung in Zusammenhang bringen konnte. Dazu wurde das Papier auf einen Leuchttisch gelegt, der der Papierform entsprechend in 24 gleichgroße Sektoren unterteilt war und deren Summe 360° betrug (Abb. 2.9).

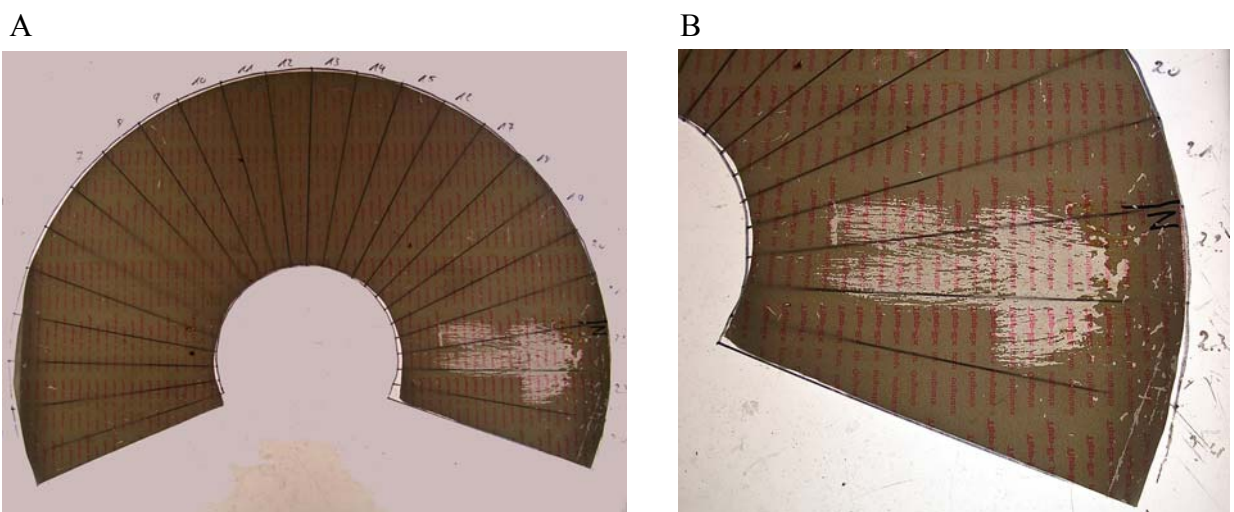


Abb. 2.9 TippEx-Papier auf dem Leuchttisch, A: Sektoren in der Übersicht, B: Detailansicht mit Nordmarkierung

Mit Hilfe der Nordmarkierung auf dem Papier konnten die Kratzer den jeweiligen Sektoren zugeordnet und ausgezählt werden. Die Detailansicht in Abb. 2.9 zeigt exemplarisch die hinterlassenen Kratzer eines Vogels, der eine deutlich nördliche Richtungsbevorzugung zeigt.

Die ausgezählten Kratzer wurden auf ein Kreisdiagramm mit 24 Sektoren übertragen, welches zur Berechnung der Vorzugsrichtung verwendet wurde (Abb. 2.10).

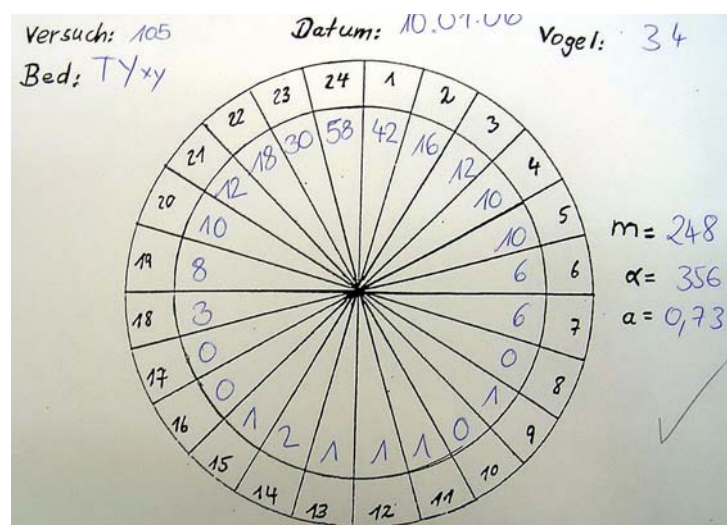


Abb. 2.10 Übertrag der ausgezählten Kratzer auf ein Datenblatt mit 24 Sektoren

Dabei wurden nur Vögel gewertet, die eine Mindestanzahl von $m=35$ Kratzern auf dem TippEx-Papier hinterlassen hatten. Ein Vogel mit weniger Kratzern wurde als inaktiv betrachtet und der Versuch wurde wiederholt.

Aus der Verteilung der Kratzer in den einzelnen Sektoren wurde für jede Versuchsbedingung vektoriell die Vorzugsrichtung α_i und die Länge des resultierenden Vektors a_i berechnet, der Auskunft darüber gibt, wie sehr die Kratzer um die mittlere Richtung streuen. Abb. 2.10 zeigt z.B. die Auswertung für einen Vogel in einer gegebenen Bedingung, der mit 248 Kratzern als aktiv

gewertet wurde. Der Vogel bevorzugt eine mittlere Richtung von 356° . Die Vektorlänge, die minimal einen Wert von 0 (Kratzer sind in alle Himmelsrichtungen verteilt) und maximal einen Wert von 1 (alle Kratzer befinden sich an der selben Stelle) haben kann, ist mit 0.7 recht lang und das bedeutet, dass der Vogel zielgerichtet eine nördliche Richtung aufgesucht hat.

Aus den Mittelrichtungen der drei Einzelversuche α_i wurde α_b berechnet. α_b (α_{bird}) entspricht der mittleren Richtung eines Vogels in allen drei Versuchen unter einer Bedingung. Ebenso wurde mit r_b , der Gesamtkonzentration bzw. –länge aller Mittelvektoren verfahren.

Aus den Werten der Einzelvögel wurde wiederum eine Mittelrichtung α_N und eine Vektorlänge r_N für alle Vögel unter einer gegebenen Bedingung berechnet. Um einen Vergleich zwischen r_N und r_b zu ermöglichen, wurde aus den Mittelvektoren der einzelnen Vögel r_b jeweils zusätzlich ein Median gebildet.

2.8 Statistik

Die statistische Auswertung der Daten beruht auf den mathematischen Grundlagen der Kreisstatistik (BATSCHELET 1981). Mit Hilfe des Rayleigh-Tests wurde überprüft, ob sich eine kreisverteilte Stichprobe signifikant von einer Zufallsverteilung unterscheidet. Die drei betrachteten Signifikanzniveaus werden im folgenden mit einem Asteriskus (*) gekennzeichnet, wobei gilt:

* = $p < 0.05$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 5%

** = $p < 0.01$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 1%

*** = $p < 0.001$, d.h. Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei 0,1%

ns = nicht signifikant ($p > 0.05$).

Bei linear verteilten Werten, darunter fallen in dieser Arbeit Konzentrationen und die Mediane aus r_b , wurde der Wilcoxon-Test angewendet, mit dessen Hilfe

ermittelt werden kann, ob sich zwei verbundene Stichproben aus verschiedenen Bedingungen signifikant voneinander unterscheiden.

Zirkulär verteilte Stichproben verschiedener Bedingungen wurden mit dem Mardia-Watson-Wheeler-Test auf signifikante Unterschiede getestet. Wurde hier das Signifikanzniveau erreicht, konnte es sich entweder um einen Richtungs-, oder um einen Streuungsunterschied handeln. In einem zweiten Schritt wurden diese Verteilungsunterschiede genauer durch den Mann-Whitney U-Test analysiert. Dieser parameterfreie Rangtest ist signifikant, wenn ein Streuungsunterschied vorliegt. Bei einer Nichtsignifikanz dieses Tests kann von einem Richtungsunterschied der untersuchten Stichproben ausgegangen werden.

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse der sechs Datensätze (H03 bis VFj06), die dieser Arbeit zugrunde liegen, werden im folgenden in Form von Einheitskreisen dargestellt. Nord liegt jeweils oben, Ost rechts, Süd unten und West links. Für alle Abbildungen gilt:

Dreiecke: mittlere Richtungsbevorzugung des Einzelvogels basierend auf drei Einzelversuchen;

Pfeil: resultierender Mittelvektor aller Vögel unter einer Bedingung, mit der Vektorlänge proportional zum Radius des Einheitskreises= 1;

innerer gestrichelter Kreis: 5% Signifikanzniveau des Rayleigh-Tests ;

äußerer Kreis: 1% Signifikanzniveau des Rayleigh-Tests.

Eingerahmte Abbildungen weisen darauf hin, dass zur Verdeutlichung des Zusammenhangs Daten hinzugezogen wurden, die nicht von mir selbst erhoben wurden.

Zusätzlich fassen Tabellen die Ergebnisse in Zahlen zusammen und zeigen statistische Unterschiede zwischen den Bedingungen. Informationen über die Richtungsbevorzugungen der Einzelvögel unter den verschiedenen Testbedingungen sind dem Anhang zu entnehmen.

3.1. Mischlichtbedingungen

3.1.1. Analyse der Mischlichtbedingung TY (Türkis/Gelb)

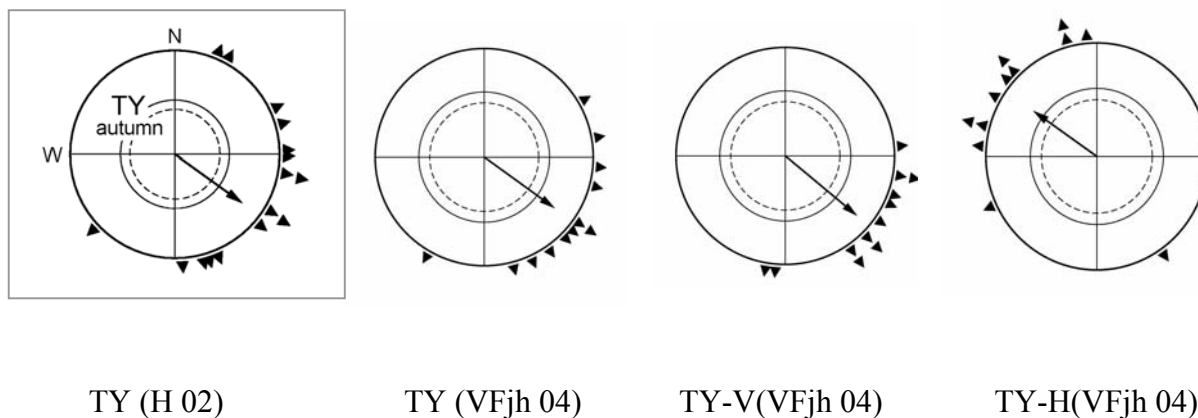


Abb. 3.1 Überprüfung des Verhaltens unter TY auf einen Inklinationskompass

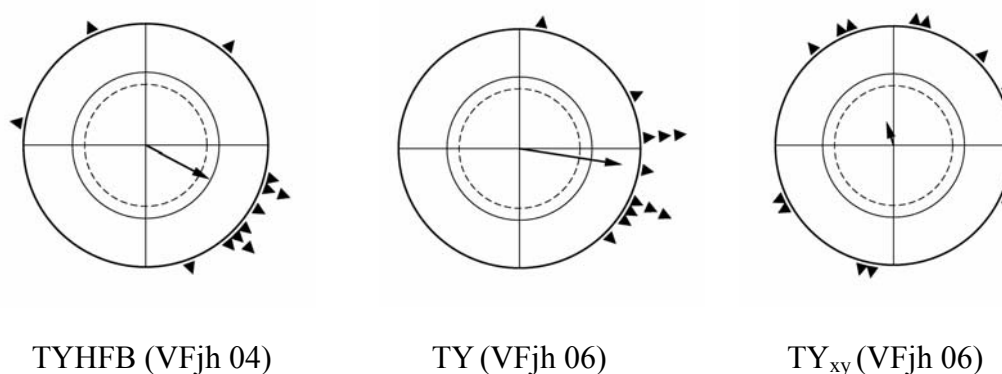


Abb. 3.2 Wirkung eines Hochfrequenzfeldes und Oberschnabelbetäubung auf das Richtungsverhalten unter TY im Frühjahr

Die Abbildungen 3.1 und 3.2 zeigen die mittleren Richtungswahlen der Einzelvögel in der Mischlichtbedingung TY, mit den daraus resultierenden Mittelvektoren der jeweiligen Bedingung. In Tabelle 3.1 sind zusätzlich die medianen Vektorlängen der Einzelbedingung und die Ergebnisse einer Statistik zweiter Ordnung numerisch angegeben. Im lokalen Erdmagnetfeld zeigen die Rotkehlchen sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr, eine sogenannte Fixrichtung (Abb. 3.1), die in beiden Fällen nicht mit der Vorzugsrichtung der jeweiligen Grünkontrolle übereinstimmt (Tab. 3.1). Es tritt keine saisonale Zugumkehr auf. Die Richtung der mittleren Vektoren unter TY

unterscheiden sich in den beiden Jahreszeiten nicht voneinander (Tab.3.1; ergänzend Unterschied H 02/VFjh 06 = -14° ^{n.s.}; Unterschied VFjh 04/VFjh 06 = -27° ^{n.s.}). In einem Feld mit umgekehrter Vertikalkomponente getestet, ändern die Vögel ihr Verhalten nicht. Wird allerdings die Horizontalkomponente gedreht tritt eine Verschiebung der Vorzugsrichtung von 179° zutage. Sie unterscheidet sich signifikant von der vorangegangenen Kontrollbedingung TY.

Abbildung 3.2 zeigt die Ergebnisse, wenn die Testvögel einem breitbandigen Hochfrequenzfeld ausgesetzt sind, das senkrecht zum Erdmagnetfeld angelegt wurde. Die Rotkehlchen halten nach wie vor die süd-östliche Fixrichtung ein. Wird der Oberschnabel mit Xylocain betäubt, kommt es zu desorientiertem Verhalten.

Tab. 3.1 Orientierung von Rotkehlchen unter der Mischlichtbedingung TY

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_{TY}	ΔC_G
H 02	Geomagnetisches Feld	16	0.53	113°	0.64***	-13° ^{n.s.}	-58° **
VFjh 04	Geomagnetisches Feld	12	0.73	126°	0.80***	C_{TY}	$+102^{\circ}$ ***
VFjh 04	Vertikalkomp. umgekehrt	12	0.73	130°	0.86***	$+4^{\circ}$ ^{n.s.}	$+106^{\circ}$ ***
VFjh 04	Horizontalkomp. umgekehrt	12	0.66	305°	0.70**	$+179^{\circ}$ ***	-79° ***
VFjh 04	Breitband HF Feld	12	0.89	118°	0.50*	-8° ^{n.s.}	$+94^{\circ}$ ***
VFjh 06	Geomagnetisches Feld	12	0.86	99°	0.86***	C_{TY}	$+85^{\circ}$ ***
VFjh 06	Xylocainbetäubung	12	0.49	343°	0.21 ^{n.s.}	(-116°) ** ^S	(-31°) * ^S

Abkürzungen: H, Herbst; VFjh, Vorführjahr; -komp., Komponente; n, Anzahl der getesteten Vögel; Med. r_B , mediane Länge des mittleren Vektors der Einzelvögel basierend auf drei Tests; α_N , r_N , Richtung und Länge des resultierenden Mittelvektors unter der gegebenen Bedingung, wobei Sternchen bei r_N die jeweiligen Signifikanzniveaus nach dem Rayleigh-Test angeben; ΔC , Winkelabweichung von der jeweiligen Kontrollbedingung mit untergestellten Kürzeln TY (Türkis/Gelb) und G (Grün) für die Bezugsgröße; Sternchen bei den Winkelabweichungen bezeichnen die Signifikanzniveaus nach dem Watson-Williams-Test wenn beide Bedingungen signifikant orientiert waren, bzw. nach dem nichtparametrischen Mardia-Watson-Wheeler-Tests wenn eine Bedingung nicht signifikant war (in diesem Fall steht die Winkelabweichung in Klammern). S hinter den Sternchen bezeichnet einen Streuungsunterschied. Signifikanzniveaus: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ^{n.s.} nicht signifikant ($p > 0.05$).

Das Auftreten einer spezifischen Fixrichtung unter TY passt in das Verhaltensmuster, welches bisher bei Mischlichtern beobachtet werden konnte. Auch bei Grün/Gelb und Blau/Gelb sind in vorausgegangenen Versuchen Fixrichtungen aufgetaucht. Die Ausprägung der Fixrichtung scheint von der jeweiligen Lichtbedingung abhängig zu sein. Unter Grün/Gelb zeigen die Vögel sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr eine nördliche Richtungsbevorzugung, unter Türkis/Gelb eine süd-östliche und unter Blau/Gelb eine nördliche. Allen Mischlichtbedingungen ist darüber hinaus gemein, dass nur die Umkehr der Horizontalkomponente zu einem entsprechenden Wechsel der Vorzugsrichtung führt (Abb. 3.3), sie also nicht einem Inklinationskompass unterworfen sind.

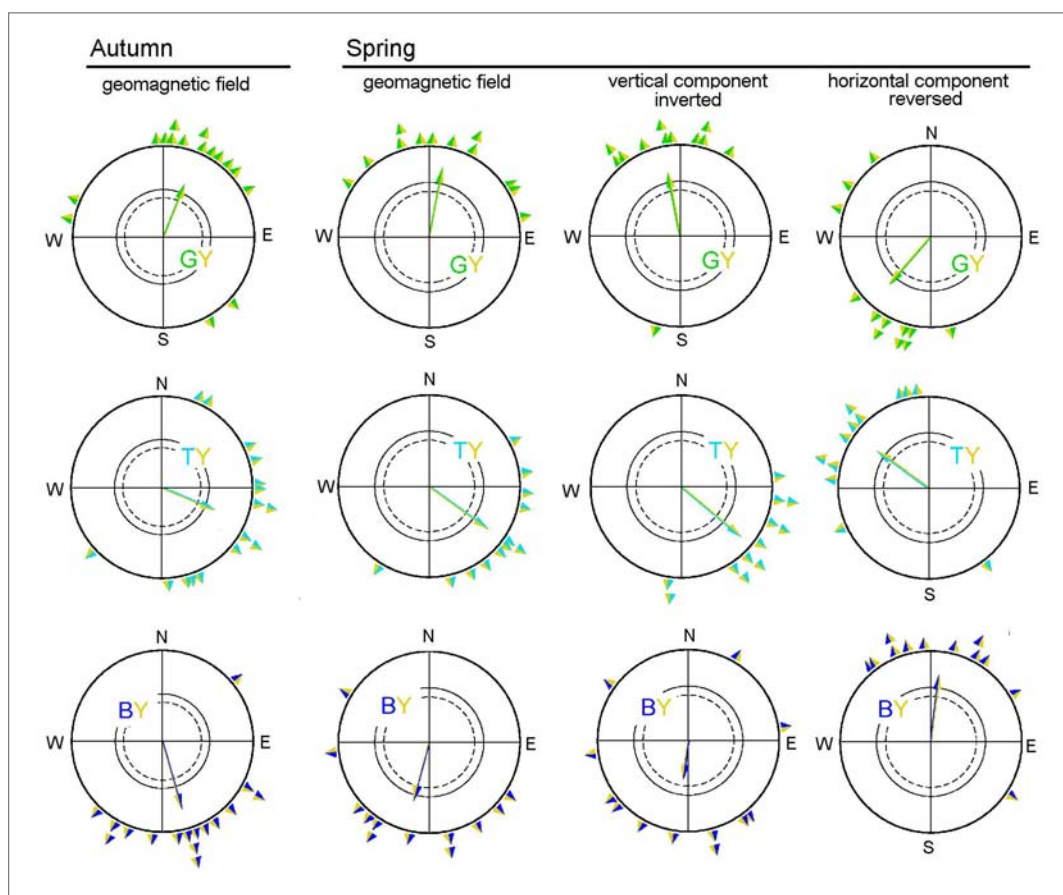


Abb. 3.3 Übersicht über die Orientierung von Rotkehlchen unter Mischlichtbedingungen

3.1.2. Orientierung der Mischlichtbedingung $GY_{1/2}$ (Grün/Gelb halbe Intensität)

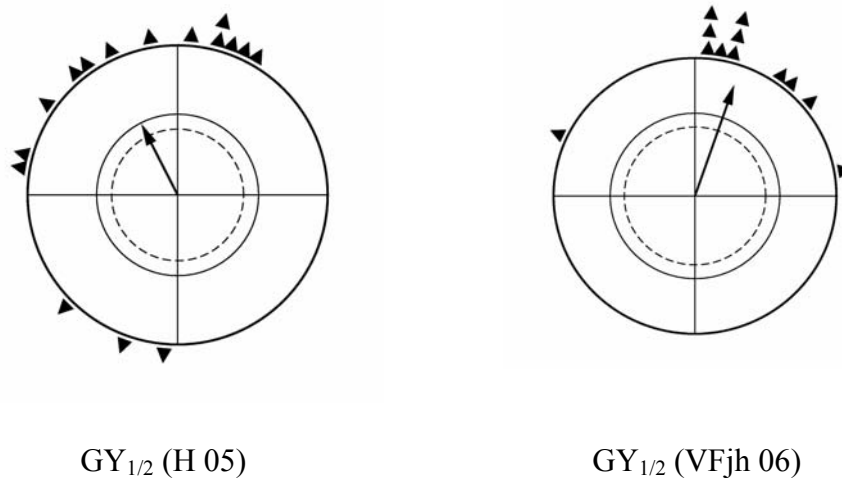


Abb. 3.4 Orientierungsverhalten unter GY halber Intensität im Herbst und im Frühjahr

Tab. 3.2 Orientierung von Rotkehlchen unter der Mischlichtbedingung $GY_{1/2}$

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	$\Delta C_{GY1/2}$	ΔC_{GY}	ΔC_G
H 05	Geomagnetisches Feld	16	0.61	333°	0.53**	-46 ^{n.s. S}	+49° ^{n.s.}	+143°*** ^S
VFjh 06	Geomagnetisches Feld	12	0.88	19°	0.85***	C	-8° ^{n.s.}	+5° ^{n.s.}

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Abbildung 3.4 zeigt die Orientierung unter grün-gelbem Mischlicht halber Intensität. $GY_{1/2}$ führt genau wie das in vorausgegangenen Versuchen verwendete GY (Herbst 2000 = 22°; 0,63***; Vorfrühjahr 2001 = 11°, 0,78***) zu einer nördlichen Fixrichtung. Die Fixrichtungen unterscheiden sich weder zwischen den Jahreszeiten signifikant (Tab.3.2), noch innerhalb der 4 verschiedenen Versuchsreihen.

3.1.3. Orientierung der Mischlichtbedingungen RG (Rot/Grün) und RB (Rot/Blau)

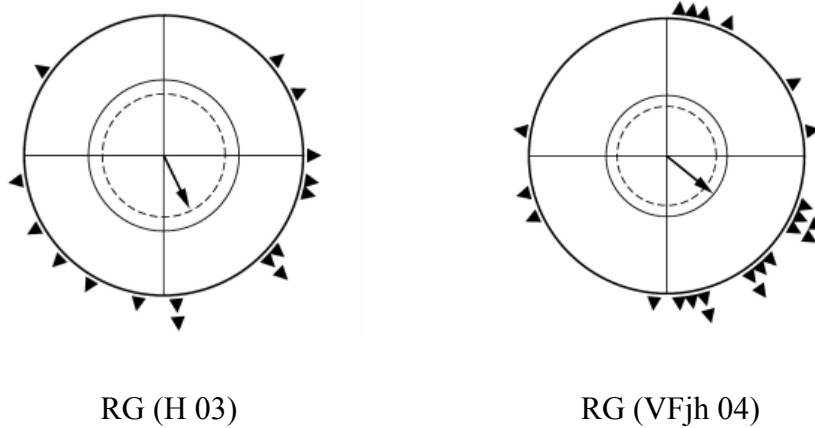


Abb. 3.5 Orientierungsverhalten im Herbst und im Frühjahr unter RG

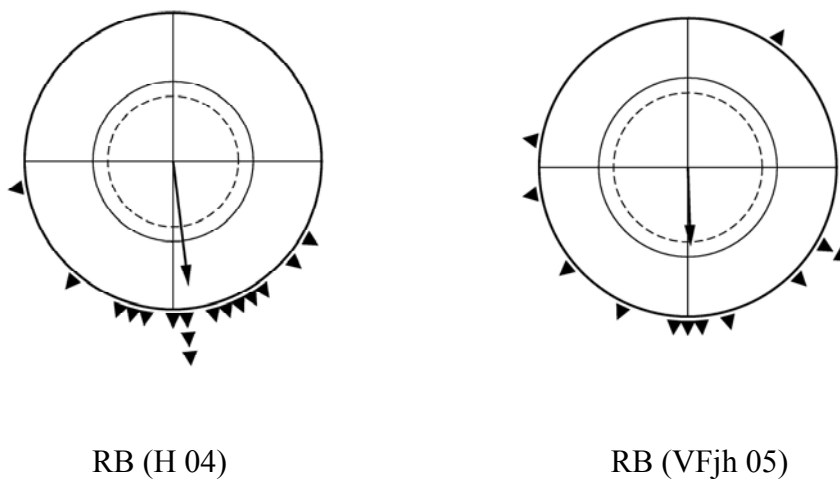


Abb. 3.6 Orientierungsverhalten im Herbst und im Frühjahr unter RB

Die Abbildung 3.5 zeigt das Verhalten von Rotkehlchen, die unter der Mischlichtbedingung Rot/Grün getestet wurden. Die Vögel orientieren sich sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr in süd-östlicher Richtung, wobei die Tiere im Herbst knapp das 5%-Niveau des Rayleigh-Tests verfehlen (Tab.3.3). Unter Rot/Blau ist zu

beiden Jahreszeiten eine signifikante, südliche Vorzugsrichtung zu beobachten (Abb. 3.6).

Tab.3.3 Orientierung von Rotkehlchen unter den Mischlichtbedingungen RG und RB

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_{RG}	ΔC_{RB}	ΔC_G
RG H 03	Geomagnetisches Feld	16	0.55	154°	0.42 ^{n.s.}	+25° ^{n.s.}		-37°***
RG VFjh 04	Geomagnetisches Feld	23	×	129°	0.43*	C		+105°****
RB H04	Geomagnetisches Feld	16	0.81	173°	0.85***		-5° ^{n.s.}	-14° ^{n.s.}
RB VFjh 05	Geomagnetisches Feld	12	0.63	178°	0.53*		C	+169°****

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1; zusätzlich ×= jeweils nur ein Test pro Vogel

Obwohl im Herbst bei Rot/Grün nur als Trend zu beobachten, tauchen hier ebenfalls Fixrichtungen auf, auch wenn die dem bichromatischen Licht zugemischte, langwellige Komponente aus Rot besteht und nicht aus Gelb, wie in vorangegangenen Mischlichtversuchen.

3.2. Intensitätsabhängigkeiten

3.2.1. Intensitätsabhängigkeit unter Grün

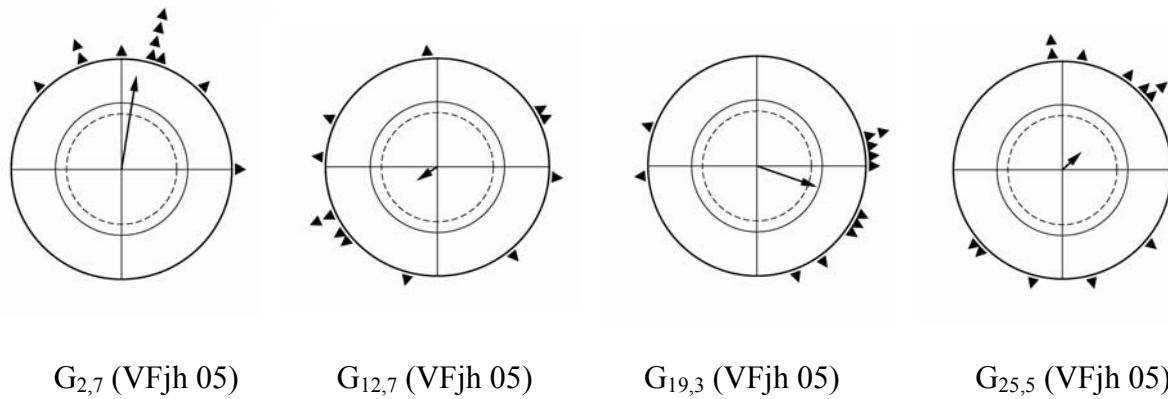


Abb.3.7 Orientierung unter grünem Licht aufsteigender Intensität im Frühjahr

Tab. 3.4 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	$\Delta C_{G2,7}$
VFjh 05	$G_{2,7}$	12	0.89	9°	0.86***	C
VFjh 05	$G_{12,7}$	12	0.66	237°	0.22 ^{n.s.}	-132°*** ^S
VFjh 05	$G_{19,3}$	12	0.35	109°	0.58*	+100°***
VFjh 05	$G_{25,5}$	12	0.34	47°	0.24 ^{n.s.}	+38° ^{n.s.}

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Tab. 3.5 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität unter Berücksichtigung axialen Verhaltens

Intensität	565 nm Grün					
	n	axr	axb	med r_b	α_N	r_N
$G_{2,7}$	12	28	25	0.93	10°	0.96***
$G_{12,7}$	12	17	50	0.72	76°	0.24 ^{n.s.}
$G_{19,3}$	12	33	50	0.95	82°-262°	0.71**
$G_{25,5}$	12	19	67	0.71	13°-193°	0.64**

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1, axr, axb, Anteil der axialen Recordings und der axialen Vögel in %

3.2.2. Intensitätsabhängigkeit unter Blau

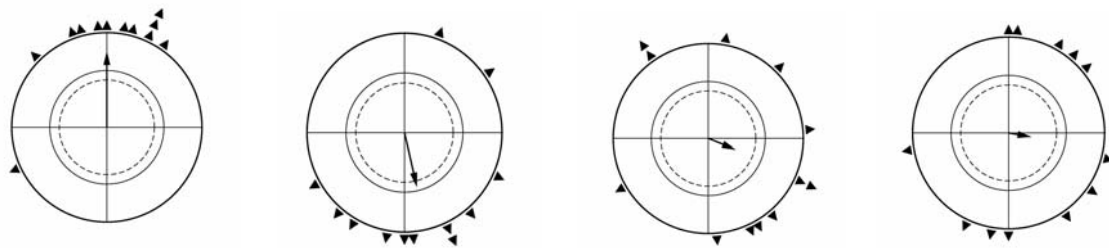
B_{2,8} (VFjh 04)B₁₃ (VFjh 04)B₂₀ (VFjh 04)B₂₇ (VFjh 04)

Abb. 3.8 Orientierung unter blauem Licht aufsteigender Intensität im Frühjahr

Tab. 3.6 Orientierung von Rotkehlchen unter blauem Licht aufsteigender Intensität

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	$\Delta C_{B_{2,8}}$	ΔC_G
VFjh 04	B _{2,8}	12	0.91	360°	0.80 ***	C	-24° n.s.
VFjh 04	B ₁₃	12	0.49	167°	0.56*	+167°****	+143°*** ^S
VFjh 04	B ₂₀	12	0.40	112°	0.31 n.s.	(+112°)** ^S	(+88°)** ^S
VFjh 04	B ₂₇	12	0.40	100°	0.24 n.s.	(+100°)* ^S	(+76°)* ^S

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Tab. 3.7 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität unter Berücksichtigung axialen Verhaltens

Intensität	424 nm Blau					
	n	axr	axb	med r_b	α_N	r_N
B _{2,8}	12	11	6	0.92	11°	0.77***
B ₁₃	12	17	33	0.61	3°-183°	0.69**
B ₂₀	12	31	58	0.73	19°-199°	0.36 n.s.
B ₂₇	12	25	67	0.77	6°-186°	0.60*

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1, axr, axb, Anteil der axialen Recordings und der axialen Vögel in %

Wie schon bei anderen Versuchen mit monochromatischen Lichtern starker Intensität traten auch bei Blau und Grün vermehrt axiale Verteilungen auf, d.h auf dem Niveau der Einzelvögel tauchen Kratzspuren auf, die sich auf zwei Bereiche des Kreises konzentrieren und gekennzeichnet sind durch einen längeren Vektor a_{i2} , welchen man nach einer Winkelverdopplung (modulo 360°) erhält, sodass gegenüberliegende Sektoren zusammenfallen (siehe Batschelet 1988). Normal ist das der Fall in 10-15% der ausgezählten Papiere, die in der Regel nicht anders behandelt werden als andere. Im vorliegenden Fall beobachteten wir allerdings mehr als 20% dieser bimodalen Verteilungen, was dazu führte alle Daten auf eine mögliche Axialität zu überprüfen (Tab. 3.5 und 3.7).

Die auf den ersten Blick zufallsverteilten Daten stellen sich nach einer Axialitätsüberprüfung völlig anders dar (zusammenfassend Abb. 3.9).

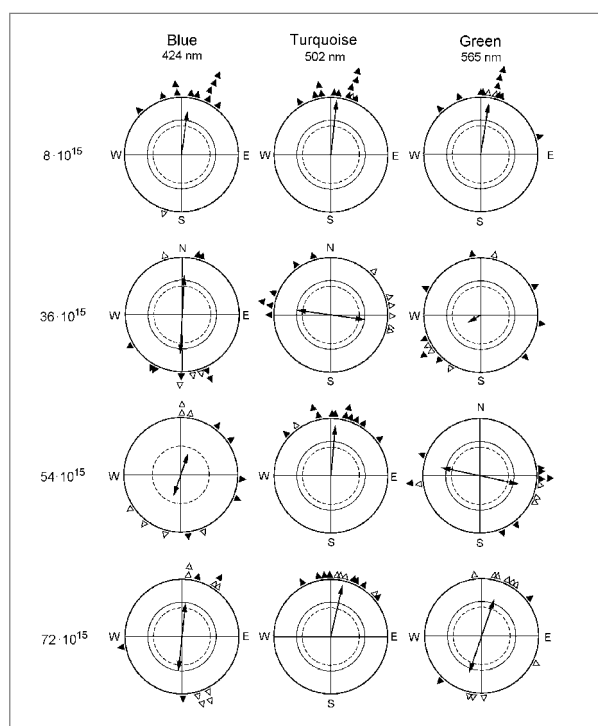


Abb. 3.9 Übersicht Orientierung von Rotkehlchen unter kurzwelligen, monochromatischen Lichtern aufsteigender Intensitäten

Die Axialität manifestiert sich nicht nur auf dem Niveau der Einzelvögel axr, sondern auch über die drei Tests unter einer gegebenen Bedingung hinweg, d.h. axb bezeichnet die axiale Richtungswahl eines Vogels mit 2 von 3 Vorzugsrichtungen auf einer Seite des Kreises und einer auf der anderen.

Unter den wenig intensiven, monochromatischen Lichtern, zeigten die Vögel bei allen drei Wellenlängen normales Zugverhalten mit signifikanter, unimodaler, nördlicher Richtungsbevorzugung. Mit der Erhöhung der jeweiligen Intensität (etwa 4-, 6- und 10-fach) treten bei Blau axiale Richtungsbevorzugungen auf, die sich auf einer Nord-Süd-Achse manifestieren. Bei einer etwa 6-fachen Erhöhung des Quantenflusses ist dieses Verhalten nur als Trend zu beobachten. Bei Türkis kommt es erst zu einer axialen Bevorzugung der Ost-West-Achse. Bei weiterer Erhöhung der Beleuchtungsstärke prägen die Vögel eine unimodale signifikante nördliche Richtungsbevorzugung aus, von der bekannt ist, dass sie unter hellem Türkis auch im Herbst bevorzugt wird (siehe Abb. 3.11). Es handelt sich also um eine Fixrichtung. Grünes Licht zeigt die größte Variabilität in den Verhaltensantworten. Die Vögel sind bei 4-facher Erhöhung der Lichtintensität erst desorientiert, bevorzugen dann eine Ost-West-Achse und orientieren sich bei 10-facher Erhöhung des Quantenflusses auf einer Nord-Süd-Achse.

3.3. Türkis

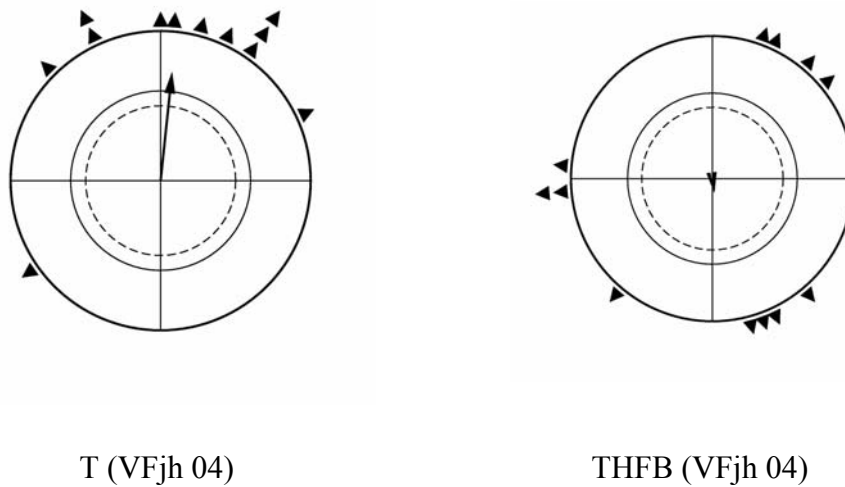


Abb. 3.10 Orientierung unter Türkis in einem Hochfrequenzfeld

Tab. 3.8 Orientierung von Rotkehlchen unter türkischem Licht

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_T	ΔC_G
T VFjh 04	Geomagnetisches Feld	12	0.92	6°	0.73**	C	-3° n.s.S.
T VFjh 04	Hochfrequenzfeld	12	0.44	172°	0.10 ^{n.s.}	$(+166^\circ)^{*S}$	$(+163^\circ)^{**S}$

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Abbildung 3.10 zeigt das Verhalten von Rotkehlchen, die im Vorfrühjahr unter türkischem Licht auf ihre Richtungsbevorzugung getestet wurden. Unter Kontrollbedingungen orientierten sich die Vögel erwartungsgemäß signifikant in eine nördliche Richtung. Ein zum Erdmagnetfeld zusätzlich appliziertes Hochfrequenzfeld führt zu einer Desorientierung. In vorangegangenen Versuchen konnte gezeigt werden, dass sich Rotkehlchen unter türkischem Licht normaler Intensität mit Hilfe eines Inklinationskompasses orientieren (Abb. 3.11 oben). Der Hochfrequenzversuch hat gezeigt, dass diesem Mechanismus ein Radikalpaarmechanismus zugrunde liegt.

Wird die Intensität des Testlichtes erhöht, kommt es zur Ausprägung einer Fixrichtung, die nicht mehr mittels eines Inklinationskompasses aufgesucht wird (Abb 3.11 unten).

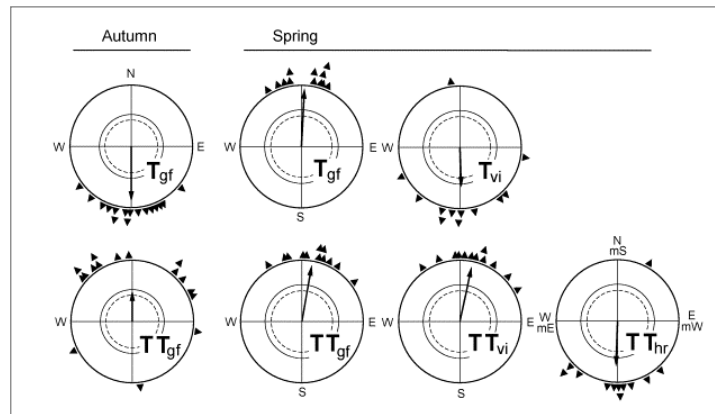


Abb. 3.11 Übersicht Orientierung von Rotkehlchen unter türkischem Licht niedriger und hoher Intensität

3.4. Adaptationen

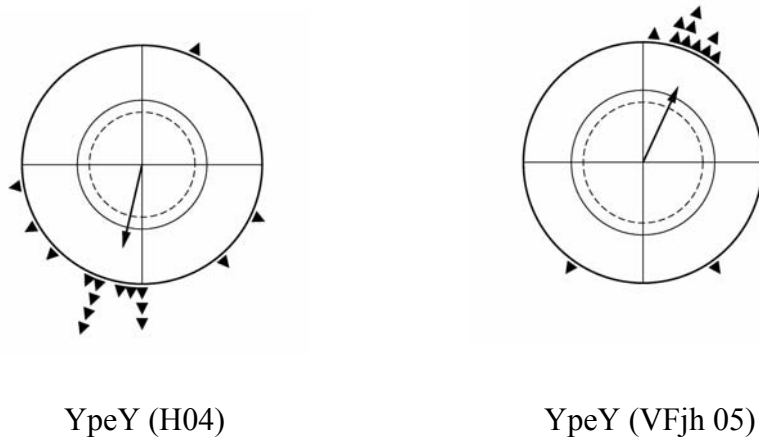


Abb. 3.12 Orientierung im Herbst und im Frühjahr nach Adaptation mit gelbem Licht

Tab. 3.9 Orientierung von Rotkehlchen nach Adaptation mit gelbem Licht

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_{YpeY}	ΔC_{RAR}
H 04	YpeY	16	0.64	193°	0.72 ***	C	+12° n.s.
VFjh 05	YpeY	12	0.95	25°	0.70***	-168°***	+156°***.S
H 00	RAR	15	0.43	181°	0.62**	-12° n.s.	C
VFjh 99	RAR	11	0.87	25°	0.81***	-168°***	-156°***S

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Nach einer einstündigen Vorgewöhnung an gelbes Licht sind Rotkehlchen in der Lage sich signifikant in Zugrichtung zu orientieren. Die Fähigkeit nach Präexposition mit

langwelligem Licht normale Zugorientierung zu zeigen, wurde in vorangegangenen Versuchen schon für Rot dokumentiert. YpeY und RAR(Rot adaptiert Rot) lassen sich statistisch nicht voneinander unterscheiden.

3.5. Dunkel und niedrig intensives Rot

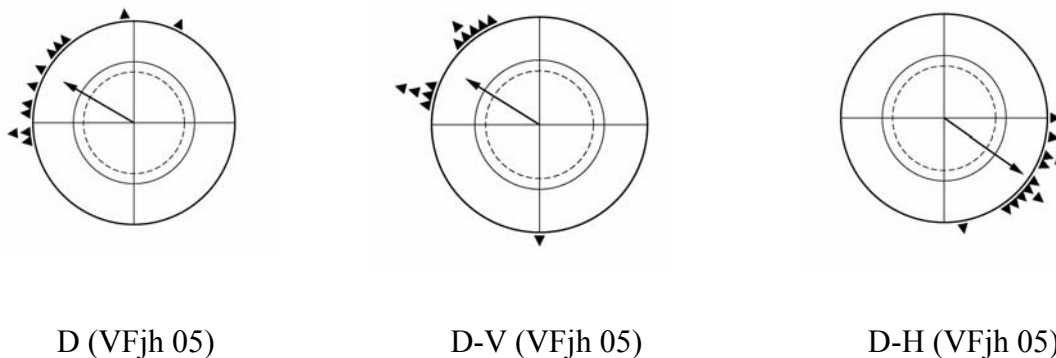


Abb. 3.13 Überprüfung auf einen Inklinationskompass in Dunkelheit

Tab. 3.10 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_D	ΔC_G
D VFjh 05	Geomagnetisches Feld	12	0.83	300°	0.81***	C	-69°***.S
D VFjh 05	Vertikalkomp. umgekehrt	12	0.87	302°	0.81***	+2° n.s.	-67°***
D VFjh 05	Horizontalkomp. umgekehrt	12	0.94	125°	0.94***	-175°***	+116°***

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Abb. 3.13 zeigt das Orientierungsverhalten von Rotkehlchen, die im Vorfrühjahr in absoluter Dunkelheit getestet wurden. Die Vögel bevorzugten eine nordwestliche Richtung, die sich signifikant von der Kontrollrichtung unterscheidet (Tab. 3.10). Die Umkehr der Vertikalkomponente führt zu keiner Änderung des Verhaltens, während die Drehung der Vertikalkomponente zu einer umgekehrten Richtungsbevorzugung führt. Es liegt kein Inklinationskompass vor.

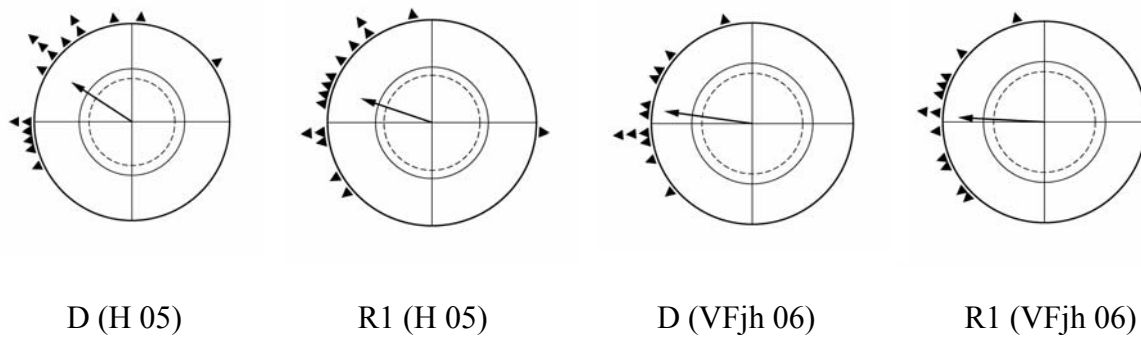


Abb. 3.14 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und niedrig intensivem Rot

Tab. 3.11 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und niedrig intensivem Rot

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_D	ΔC_G
H 05	D	16	0.77	303°	0.74 ***	C	+113°***
H 05	R1	15	0.65	289°	0.72***	+14° n.s.	+99°***
VFjh 06	D	12	0.83	278°	0.88***	C	-96°***
VFjh 06	R1	12	0.86	273°	0.85***	+5° n.s.	-101°***

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1

Abb. 3.14 zeigt das Verhalten von Rotkehlchen, die sowohl im Herbst, als auch im Vorfrühjahr jeweils in absoluter Finsternis und einem sehr niedrig intensiven Rot getestet wurden. Unter allen Bedingungen wird östliche, bis nord-östliche Fixrichtung bevorzugt, die sich in allen Fällen signifikant von der Kontrollrichtung unterscheidet (Tab. 3.11). D und R1 lassen sich in der jeweiligen Zugsaison statistisch nicht voneinander unterscheiden, aber auch innerhalb der Bedingungen sind keine signifikanten Unterschiede zu finden (D/D: -25° n.s., R1/R1: -16° n.s.).

3.6. Betäubungen

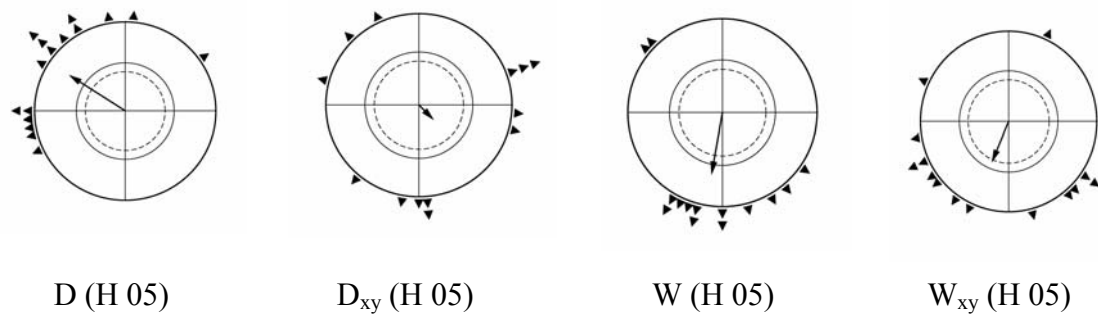


Abb. 3.15 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und Weisslicht nach Oberschnabelbetäubung

Tab. 3.12 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und Weisslicht nach Oberschnabelbetäubung

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_D	ΔC_W
H 05	D	13	X	288°	0.62 **	C	
H 05	D _{xy}	13	X	136°	0.23 n.s.	(-152°)*S.	
H 05	W	14	X	190°	0.67**		C
H 05	W _{xy}	14	X	203°	0.49*		+13° n.s.S.

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1; zusätzlich ×= jeweils nur ein Test pro Vogel

Im Gegensatz zu Bedingungen die zu normalem Zugverhalten führen, kann nur bei den Fixrichtungen ein Betäubungseffekt beobachtet werden. Im Herbst 2005 getestet bricht die signifikante nordöstliche Richtungsbevorzugung in Dunkelheit nach der Betäubung des Oberschnabels mit Xylocain ab und es kommt zu einer Desorientierung. Die in der selben Saison getesteten Vögel zeigten unter weißem Licht normale Zugrichtung, die sich signifikant von der Richtung der dunkel getesteten Vögel unterschied (Tab. 3.12). Die Betäubung des Oberschnabels führte in dieser Bedingung zu keiner Desorientierung, die Vögel bevorzugten nach wie vor signifikant eine südliche Richtung (Abb. 3.15). Allerdings ist eine Zunahme der Streuung zu beobachten.

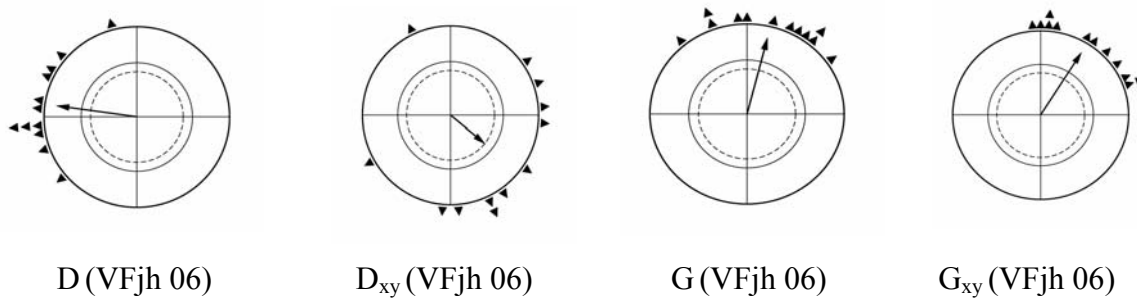


Abb. 3.16 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und grünem Licht nach Oberschnabelbetäubung

Tab. 3.13 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und grünem Licht nach Oberschnabelbetäubung

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_D	ΔC_G
VFjh 06	D	12	0.83	278°	0.88 ***	C	.
VFjh 06	D_{xy}	12	X	129°	0.51 *	-149° ***	
VFjh 06	G	12	0.91	14°	0.88 ***		C
VFjh 06	G_{xy}	12	0.71	32°	0.88 ***		+18° n.s.

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1; zusätzlich x= jeweils nur ein Test pro Vogel

Ähnlich verhält es sich im darauffolgenden Frühjahr. Im Dunklen getestet kann allerdings in dieser Saison nach Betäubung keine Desorientierung festgestellt werden. Dennoch kommt es zu einer auffälligen Änderung des Verhaltens. Die ohne Betäubung hochsignifikante Richtungsbevorzugung erreicht nach Xylocainapplikation gerade das 5%-Niveau. Zudem ist eine signifikante Drehung der Richtung von fast 150° zu beobachten. Die Betäubung bei Grün zeigt in dieser Saison keinen Effekt.

3.7. Brillenversuche

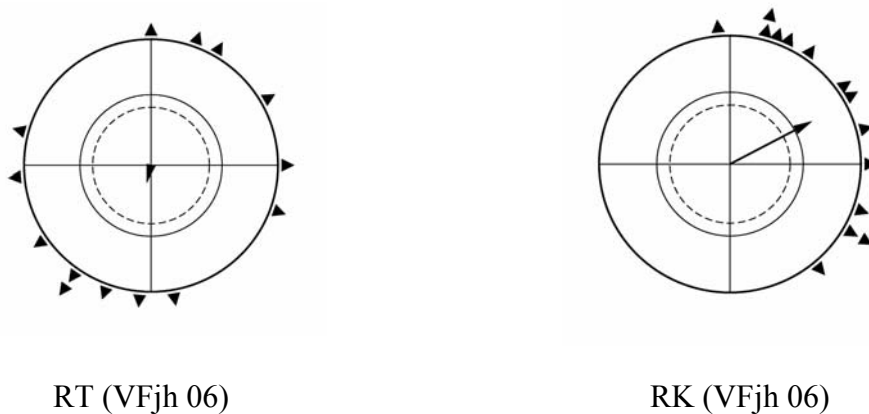


Abb. 3.17 Orientierung von brillentragenden Rotkehlchen im Weisslicht

Tab. 3.14 Orientierung von brillentragenden Rotkehlchen im Weisslicht

Saison	Bedingung	n	Med. r_B	α_N	r_N	ΔC_{RT}
VFjh 06	RT	14	X	194°	0.14 ^{n.s.}	(+132°)*
VFjh 06	RK	14	X	62°	0.71***	C

Abkürzungen wie in Tabelle 3.1; zusätzlich x= nur 2 Vögel getestet

Abb. 3.17 und Tab. 3.14 zeigt vorläufige Ergebnisse eines Versuches, bei dem Rotkehlchen mit einer Brille getestet wurden, die auf der einen Seite eine klare Linse besaß und auf der anderen Seite eine trübe. Die Werte stammen von zwei Vögeln, die jeweils 14 mal unter RT und RK getestet wurden und sollen als Trends verstanden werden. Rotkehlchen die unter weißem Licht mit einer Brille getestet werden, können sich nur orientieren, wenn das rechte Auge durch die klare Linse blicken kann.

Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, durch eine Reihe ergänzender Verhaltensversuche, Erkenntnisse über die lichtabhängige Orientierung mit Hilfe des Erdmagnetfeldes beim Rotkehlchen *Erithacus rubecula* und damit bei Zugvögeln im weiteren Sinne, zu liefern. In vorausgegangenen Verhaltensversuchen wurde die normale Zugorientierung deren Charakteristik in einer saisonalen Umkehr der Vorzugsrichtung liegt bei Bestrahlung der Testvögel mit monochromatischem Licht aus dem kurzwelligen Bereich des Spektrums beobachtet. Sowohl Blau, Türkis, als auch Grün führten jeweils zu einer signifikanten Bevorzugung der jahreszeitlich angemessenen Zugrichtung. Im längerwelligen Bereich kam es bei gleichbleibender Lichtintensität allerdings zu einer abrupten Änderung des Verhaltens. Unter gelbem Licht getestet, konnten sich die Vögel nicht mehr orientieren. Eine 7-fache Erhöhung der Intensität des Testlichtes unter dieser Bedingung führte bei australischen Brillenvögeln (persönliche Mitteilung W. Wiltschko) weiterhin zu desorientiertem Verhalten. Diese Beobachtung führte zu der Annahme eines zweiten, antagonistischen spektralen Mechanismus. Es erscheint unwahrscheinlich, dass der beobachtete Abbruch der Orientierungsfähigkeit allein durch eine Änderung der Empfindlichkeit eines einzelnen Rezeptors ausgelöst wurde. Die Verschiebung des Reizes in einen längerwelligen, weniger sensitiven Bereich mit höherer Erregungsschwelle hätte durch die Intensitätserhöhung kompensiert werden müssen. Aus diesem Grund wurden Experimente durchgeführt, bei denen gelbes Licht als zweite Komponente monochromatischen Lichtern hinzugefügt wurde, die allein zu normaler Zugorientierung geführt hatten. Wäre Gelb „neutral“, würde also nicht perzipiert werden, dürfte diese bichromatische Testbedingung zu keiner Verhaltensänderung führen. Erwartet man auf der anderen Seite die Beteiligung eines zweiten Rezeptors im langwelligen Bereich, müsste von einer Änderung des Verhaltens ausgegangen werden.

Obwohl die Belichtung eines Vogels mit mono- oder bichromatischem Licht sicher nicht einer natürlichen Situation entspricht, können aus den Verhaltensantworten dieser künstlichen Bedingungen Rückschlüsse auf die Natur der ihnen unterliegenden Rezeptorsysteme gezogen werden. Bis heute ist nicht bekannt, ob die Informationen, die ein Vogel braucht, um seine der Jahreszeit entsprechende Zugrichtung aufzusuchen, von einem einzelnen, wellenlängenabhängigen Rezeptor generiert wird, oder ob es sich um die Interaktion mehrerer Rezeptoren handelt.

Die Tatsache, dass unter bichromatischen Bedingungen sogenannte Fixrichtungen, also Richtungsbevorzugungen ohne saisonale Umkehr, auftauchten führte dazu, dass in der vorliegenden Arbeit gerade jene Bedingungen genauer analysiert wurden, die zu von der normalen Zugorientierung abweichenden Nicht-Kompass-Antworten im Verhaltensversuch geführt haben. Die Vögel scheinen dabei Informationen vom Erdmagnetfeld zu erhalten, sind aber nicht in der Lage diese in die Zugrichtung umzusetzen. Eine detaillierte Auswertung dieser Phänomene hat dazu geführt festzustellen, dass diesen Verhaltensantworten kein Inklinationskompass zugrunde liegt und dass keine Radikalpaarprozesse beteiligt sind (WILTCHKO ET AL. 2005).

Ausgehend vom beobachteten Orientierungsverhalten von Rotkehlchen unter Türkis/Gelbem Mischlicht soll im folgenden die Bandbreite der heute bekannten Interaktionen verschiedenster Wirkmechanismen des lichtabhängigen Magnetkompasses exemplarisch diskutiert werden.

Unter der Mischlichtbedingung TY bevorzugen die Vögel sowohl im Herbst als auch im Frühjahr signifikant eine gleichbleibende Richtung, die nicht mit der normalen Zugrichtung übereinstimmt. Es liegt eine sogenannte Fixrichtung vor. Nach Umkehr der Vertikalkomponente des umgebenden Erdmagnetfeldes bevorzugen die Vögel nach wie vor eine südöstliche Richtung, was bedeutet, dass dem Verhalten kein

Inklinationskompass zugrunde liegt. Die Umkehr der Horizontalkomponente mit einer daraus resultierenden Verschiebung der Orientierung von fast genau 180° zeigt allerdings, dass die Verhaltensantwort abhängig ist vom umgebenden Magnetfeld (siehe Abb. 3.1). Wurden die Vögel zusätzlich zum Erdmagnetfeld einem breitbandigen Hochfrequenzfeld (0,1-10 MHz) ausgesetzt, konnte nicht der erwartete Abbruch der Orientierung festgestellt werden. Dem Auffinden der Fixrichtung liegt also nicht nur kein Inklinationskompass zugrunde, darüber hinaus basiert dieser Mechanismus auch nicht auf einem Radikalpaarmechanismus.

Dieses ungewöhnliche Verhalten wirft Fragen nach anderen Mechanismen auf, denen diese Nicht-Kompass-Antworten unterliegen könnten. Ein Magnetit-basierender Rezeptor scheint in diesem Zusammenhang ein möglicher Kandidat zu sein. Bei unterschiedlichen Vogelarten wurden magnetische Messungen an Kopf-, Hals- und Schnabelregion vorgenommen und durch histologische Untersuchungen konnte in der Oberschnabelhaut von Tauben das Vorhandensein von magnetischem Material nachgewiesen werden (WALCOTT ET AL. 1979, BEASON & NICHOLS 1984, BEASON & BRENNAN 1986, EDWARDS ET AL. 1992, HANZLIK ET AL. 2000, WINKLHOFFER ET AL. 2001, WILLIAMS & WILD 2001, FLEISSNER ET AL. 2003). Auf der Annahme basierend das auch bei Zugvögeln der Sitz eines zweiten magnetosensitiven Systems im Schnabel zu vermuten ist, wurde eine Methode gewählt, die durch die lokale Betäubung bestimmter Gewebe zu einer vorübergehenden Ausschaltung dieses Mechanismus führen könnte. Nach der Betäubung des Oberschnabels mit Xylocain ist ein Zusammenbruch der gerichteten Orientierung unter der Mischlichtbedingung TY zu beobachten, was darauf schließen lässt, dass ein Magnetit-basierender Rezeptor tatsächlich an der Ausprägung einer Fixrichtung beteiligt sein könnte (siehe Abb. 3.2). Alle bisher untersuchten Mischlichtbedingungen zeigen ein einheitliches Bild. Auch für Grün/Gelb und Blau/Gelb konnten Fixrichtungen, die keinem Inklinationskompass

unterliegen, nachgewiesen werden (siehe Abb. 3.3). Um auszuschließen, dass die Ausprägung von Nicht-Kompass-Antworten bei Mischlichtern nicht auf der Verdopplung des Quantenflusses beruht, wie es bei monochromatischen Lichtern höherer Intensitäten bei australischen Brillenvögeln beobachtet werden konnte (WILTSCHKO ET AL. 2000, WILTSCHKO & WILTSCHKO 2001, WILTSCHKO ET AL. 2003), wurden die Vögel sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr einem Mischlicht halber Intensität ausgesetzt. Trotz Intensitätserniedrigung von $GY_{1/2}$, dessen Gesamtquantenfluss so dem einer Grünkontrolle entsprach, zeigten die Vögel nach wie vor eine Fixrichtung (siehe Abb. 3.4), die keinen signifikanten Unterschied zu GY doppelter Intensität zeigte.

Die Mischlichtbedingungen RG (Abb. 3.5) und RB (Abb. 3.6), bei denen anstelle von gelbem rotes Licht als zweite, langwellige Komponente zugemischt wurde, dass unter monochromatischen Bedingungen ebenfalls zu Desorientierung führte, führten zu einem Verhalten wie es sich bei allen anderen Mischlichtern darstellt. Auch hier zeigten die Vögel signifikante Vorzugsrichtungen, die nicht der normalen Zugrichtung entsprachen. Das Ausprägen von Fixrichtungen scheint also in der Natur der Mischlichter zu liegen, wobei ihre spezifische Ausrichtung abhängig von dem jeweiligen Lichtregime ist. Die Tatsache, dass eine südliche Fixrichtung sowohl bei BY, als auch bei RB auftaucht, könnte zu der Annahme führen, die Ausprägung der Richtungsbevorzugung läge an dem jeweiligen kurzwelligen Anteil des bichromatischen Testlichts. Allerdings wird unter GY eine nördliche Fixrichtung ausgeprägt und unter RG eine südöstliche, die eher mit der südöstlichen Richtungsbevorzugung unter TY übereinstimmt.

Eine weitere Nicht-Kompass-Antwort, die sich in Form einer Fixrichtung ausprägt, konnte auch bei monochromatischem Türkis hoher Intensität nachgewiesen werden. Auch hier basiert sie nicht auf einem Radikalpaarprozess (WILTSCHKO ET AL. 2005), aber auf einem polaren, lichtabhängigen Mechanismus anderer Natur (siehe Abb. 3.11).

Türkises Licht niedriger Intensität führt zu normaler Zugorientierung und ist einem Radikalpaarmechanismus unterworfen (Abb. 3.10 und Abb. 3.11).

Das Ausprägen signifikanter Richtungsbevorzugungen, die nichts mit normaler Zugorientierung zu tun haben, scheint also sowohl von der Wellenlängen-Zusammensetzung, als auch von der Intensität des Testlichtes abzuhängen.

In vorausgegangenen Experimenten mit monochromatischen Lichtern wurde immer auf einem sehr niedrigen Intensitätsniveau getestet, was natürlichem Licht über eine halbe Stunde vor oder nach Sonnenauf-, bzw. Sonnenuntergang entsprach. Für einen dämmerungs-, bzw. nachtaktiven Zugvogel machen solche Testbedingungen durchaus Sinn. Intensitätserhöhungen im langwelligen Bereich zeigten jedoch keine Effekte auf die getesteten Brillenvögel, sie blieben nach wie vor desorientiert. Im blau-grünen Teil des Spektrums tauchten mit der Erhöhung der Intensität sowohl bei Brillenvögeln, als auch bei den hier untersuchten Rotkehlchen vermehrt axiale Richtungsbevorzugungen (Abb. 3.7-3.9) und die schon bei hellem Türkis beschriebene Fixrichtung auf (Abb. 3.9 und 3.11).

Da die Vögel sich immer entweder auf einer nordsüdlichen, oder einer ostwestlichen Achse orientierten, könnten die axialen Verhaltensantworten Alignmenteffekten zugeschrieben werden. Solche Verhaltensweisen, also das Ausrichten des Körpers parallel, antiparallel, oder im rechten Winkel zum magnetischen Vektor, sind für einige Insektenarten und Fische (zusammenfassend WILTSCHKO & WILTSCHKO 1995 a) beschrieben worden. Am besten dokumentiert ist das Tanzverhalten von Bienen in Abwesenheit visueller Reize (LINDAUER & MARTIN 1972). Die biologische Relevanz dieses Verhaltens ist allerdings bis heute unklar. In Bezug auf einen Magnetrezeptor würde eine solche Ausrichtung zu maximaler, minimaler und symmetrischer Stimulation führen. Es wurde deshalb spekuliert, dass die symmetrische Positionierung

zu den Feldlinien zu einer gewissen Harmonie mit der Umwelt führt und dem Tier verhilft, sich wohl zu fühlen.

Die Tatsache, dass bei dem axialen Orientierungsverhalten der Rotkehlchen immer nur eine Achse bevorzugt wurde und die Ausprägung einer Fixrichtung bei intensivem Türkis, sprechen eher gegen eine solche Interpretation der hier diskutierten Daten. Während der Zugzeit sind Vögel stark motiviert, ihre Zugrichtung einzuschlagen. Zudem führte Licht der selben spektralen Zusammensetzung aber niedrigerer Intensität zu orientiertem Verhalten. Es scheint wahrscheinlicher zu sein, dass die Magnetrezeptoren unter diesen Bedingungen keine Informationen bekommen, die sie in eine entsprechende Zugrichtung umsetzen können.

Die Erhöhung der Reizintensität unter monochromatischen Bedingungen schließt jedoch eine Sättigung des beteiligten Rezeptors nicht aus. Allerdings lag der Quantenfluss der kurzwelligen, monochromatischen Lichter bei hohen Intensitäten im Vergleich zu einem sonnigen Tag unter natürlichen Gegebenheiten immer noch zehn Mal niedriger. Da Vögel sich sehr gut unter weißem, hellen Licht orientieren können, scheint es eher an dem schmalen, monochromatischen Band des verwendeten Testlichtes zu liegen, welches zu dem veränderten Verhalten geführt hat.

Für einen Mechanismus, der sich aus mehreren Rezeptoren zusammensetzt, spricht auch die Fähigkeit von Rotkehlchen sich nach einer Vorgewöhnung an langwelliges Licht im darauffolgenden Test orientiert zu verhalten. Dabei verhalten sich die Vögel unter YpeY (Abb. 3.12) wie Vögel, die in vorangegangenen Versuchen unter rotem Licht getestet wurden (MÖLLER ET AL. 2001, WILTCHKO ET AL. 2004). Nach einer einstündigen Adaptation ist normales Zugverhalten mit einer saisonalen Umkehr zu beobachten. Parallel zur Intensitätsadaptation an Magnetfelder außerhalb des funktionellen Fensters (Details siehe Einleitung Kapitel 1.3) wird vielleicht auch hier ein neues Aktivitätsmuster erlernt. Bei natürlicher Beleuchtung, bei der ein breiter Bereich des

Lichtspektrums abgedeckt wird, formt der Langwellenrezeptor vielleicht eine untergeordnete Komponente eines komplexen Antwortmusters. Wenn diese Komponente allein auftaucht, ist sie im ersten Moment vielleicht verwirrend, da aber nach wie vor die Zentralsymmetrie zu den Feldlinien besteht, erkennt der Vogel nach einer gewissen Zeit die allgemeine Charakteristik und ist in der Lage das Muster richtig zu interpretieren und in eine magnetische Richtung umzusetzen. Durch eine Vorgewöhnung kann also eine Desorientierung in orientiertes Verhalten umgesetzt werden und unter Umständen der Funktionsbereich der unterliegenden Rezeptionsmechanismen erweitert werden.

Bei Vögeln basiert die normale Zugorientierung normalerweise auf einem Inklinationsskompass, dem ein lichtabhängiger Radikalpaarmechanismus zugrunde liegt. Für frischgeschlüpfte Meeresschildkröten ist allerdings bekannt, dass die Tiere auch in absoluter Dunkelheit eine signifikante Richtung bevorzugen, die mit Hilfe eines Inklinationsskompasses eingehalten wird (LOHMANN 1991, LOHMANN & LOHMANN 1993).

Aus diesem Grund wurden in der vorliegenden Arbeit auch Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit getestet. Die von GWINNER ET AL. (1974) getroffene Aussage Zugvögel stellen in Dunkelheit ihre Aktivität ein, kann anhand der vorliegenden Versuchsergebnisse nicht mehr aufrecht erhalten werden. In Orientierungsexperimenten in Emlentrichtern zeigten Rotkehlchen sowohl im Frühjahr als auch im Herbst signifikante Richtungsbevorzugungen, allerdings ohne saisonale Zugumkehr. Auch in absoluter Dunkelheit getestet stellt sich eine Fixrichtung ein, die im Gegensatz zu den Meeresschildkröten nicht anhand eines Inklinationsskompasses aufgesucht wird, sich aber in ihrer polaren Natur durch eine Abhängigkeit vom umgebenen Magnetfeld auszeichnet (Abb. 3.13).

Da die in Dunkelheit auftauchenden westlichen Richtungen an die von MUHEIM ET AL. (2002) beschriebenen Richtungen bei sehr schwachem Rotlicht erinnern, wurden sowohl im Herbst als auch im Frühjahr Versuche mit quantengleichem Rot in Frankfurt durchgeführt (Abb. 3.14). Die signifikante Orientierung der Rotkehlchen in westliche Richtungen unter niedrigen Intensitäten wird von MUHEIM ET AL. (2002) als eine gedrehte Richtung unter langwelligem Licht interpretiert, die ähnlichen Mechanismen unterworfen ist wie die von PHILLIPS & BORLAND (1992) für Molche postulierten. Auch sie besitzen einen lichtabhängigen Inklinationskompass, der ihnen erlaubt, vom freien Gewässer zielgerichtet das Ufer aufzusuchen. Unter kurzwelligem Licht eines schmälere spektralen Bereiches (nur bis 450 nm) zeigten sie in der Testsituation normale Orientierung, während unter langwelligem Licht verschiedene Verhaltensantworten gezeigt wurden, die von Desorientierung (ab 450 nm), bis zu einer 90° Drehung gegen den Uhrzeigersinn bei 500 nm, 550 nm und 600 nm gingen. Wurden die Tiere allerdings in der Trainingsphase nicht unter Tageslicht, sondern unter langwelligem Licht (über 500 nm) trainiert, zeigten sie im Test unter Weißlicht eine spiegelbildliche 90° Drehung in die entgegengesetzte Richtung, während sie sich unter langwelligem Licht getestet in Uferrichtung bewegten. Auf diesen Beobachtungen basierend wird ein Zweispektren-sensitives Modell postuliert, bei dem jede an der Magnetrezeption beteiligte Rezeptorzelle einen Kurzwellen-Absorptionsmechanismus (kürzer als 450 nm) und einen Langwellen-Absorptionsmechanismus (länger als 500 nm) besitzt, die antagonistisch auf den neuronalen Output der Zelle wirken, bzw. in verschiedenen Rezeptoren sitzen und antagonistische Signale an dahintergeschaltete Neurone weitergeben. Bei kurzwelliger Bestrahlung würden die Rezeptoren entlang der magnetischen Feldlinien die größte Anregung zeigen (vergleichbar mit einer positiven Erregung), im Gegensatz zu Rezeptoren, die nicht parallel liegen. Unter langwelligem Licht zeigen die Rezeptoren hingegen abgeschwächte Antworten (vergleichbar einer

negativen Erregung). Als Konsequenz stände die Achse mit dem höchsten Antwortlevel bei kurzwelligem Licht rechtwinklig zur Achse des höchsten Antwortlevels bei langwelligem Licht. Folgt der Molch der einfachen Regel „Richtung des Magnetfeldes korrespondiert mit der Achse des höchsten Antwortlevels“ könnte es zu der oben erwähnten rechtwinkligen Drehung im Weißlichttest nach Training bei Gelb kommen. Um das Modell zu testen, wurden die Tiere einer intermediären Wellenlänge ausgesetzt, die beide spektralen Mechanismen gleichmäßig anregen müssten. Das desorientierte Verhalten bei 475 nm wird von den Autoren damit erklärt, dass genau dieser Fall eintritt und sich die beiden Wirkmechanismen gegeneinander aufheben. Das Problem ist, dass dieses Modell unter natürlichen Bedingungen, also bei Licht breiter, spektraler Zusammensetzung, auch zu einer Desorientierung führen würde, da beide Mechanismen gleichermaßen aktiviert werden würden. Von den Autoren wird aus diesem Grund der kurzwellige Mechanismus als sensitiver angenommen, was zu einem System führen könnte, bei dem schon ein kleiner Anteil kurzwelligen Lichtes den gegensätzlichen Input des Langwellenrezeptors ausgleichen bzw. überlagern würde (PHILLIPS & BORLAND 1992; DEUTSCHLANDER ET AL. 1999).

Die gute Orientierung von Rotkehlchen unter kurzwelligem Licht, der abrupte Abbruch der Orientierung unter intermediärem Gelb und die nach Westen gedrehten Richtungsbevorzugungen bei niedrig intensivem Rot wird bei MUHEIM ET AL (2002) für Rotkehlchen mit einem ähnlichen Mechanismus erklärt. Demnach besitzen diese Vögel mindestens zwei magnetosensitive spektrale Mechanismen, die antagonistisch interagieren, einen im blau-grünen Bereich des Spektrums und einen im roten Teil. Das Auftauchen von axialem Verhalten und das Ausprägen von Fixrichtungen bei intensiven monochromatischen kurzwelligen Lichtern (WILTSCHKO ET AL. 2000 a, b; WILTSCHKO & WILTSCHKO 2001; WILTSCHKO ET AL. 2003) wird durch einen Adaptationseffekt erklärt. Ein lichtabhängiger Magnetrezeptionsmechanismus der auf eine ähnliche Art

und Weise wie das Sehen funktioniert, müsste bei einer Übererregung durch spezifische Wellenlängen des Lichtes Sättigung zeigen. Eine solche Sättigung würde dazu führen, dass einer der beiden Mechanismen in seiner Empfindlichkeit abgesenkt wäre und gar nicht oder nur vermindert auf eintreffendes Licht antworten würde. Die beiden Mechanismen würden sich im Falle einer Übererregung des kurzwelligen Mechanismus aneinander annähern. Orientierung anhand eines Inklinationskompasses wäre vorübergehend nicht mehr möglich und der Vogel müsste sich entweder nach alternativen Orientierungsreizen umsehen, oder aber Zugorientierung wäre nicht mehr möglich und es käme zu desorientiertem Verhalten. Da die Umkehr der Vertikalkomponente unter hellem, monochromatischem Licht bei den australischen Brillenvögeln keinen Effekt zeigte, wohl aber die Umkehr der Horizontalkomponente wird von der Autorin angenommen, dass der Vogel auf ein zweites Magnetrezeptionssystem zurückgreift. Der Vogel nutzt nun Informationen aus der Polarität des Feldes und richtet sich anhand seines auf Magnetit basierenden Kartensinnes in west-nordwestlicher Richtung aus. Bei Molchen sind solche Alignment-Phänome an festgelegten magnetischen Achsen unter ähnlichen Bedingungen ebenfalls beobachtet worden (PHILLIPS ET AL. 2002). In diesem Fall wurde ein zweites lichtabhängiges Verhalten der Tiere untersucht, dass auf magnetischen Informationen beruht. Unter sehr kurzwelligem Licht orientierten sich die Molche signifikant in Richtung ihres Geburtsteiches. Diese Heimorientierung war schon nicht mehr möglich, wenn die Tiere bei 450 nm und längerwelligerem Licht getestet wurden, es trat Desorientierung auf (PHILLIPS & BORLAND 1994). Wurden die Tiere unter langwelligem Licht gehalten und später unter weißem bzw. gelbem Licht getestet, richteten sie sich entlang der magnetische Nord-Süd-Achse aus. Dieses Phänomen wurde Alignment-Effekten zugeschrieben, die von kleinen Magnetitpartikeln im Kopf der Salamander gesteuert wurde. Die Diskrepanz zwischen reiner Kompassorientierung beim Aufsuchen

des Ufers und des Verhaltens der Molche beim Heimfinden schreiben die Autoren der Tatsache zu, dass die Tiere im letzteren Fall zusätzlich Karteninformationen benötigen, um in Richtung ihres Geburtsteiches zu navigieren.

Vögel scheinen schon aufgrund der unterschiedlichen spektralen Empfindlichkeit einen anderen Typ lichtabhängiger Magnetrezeptoren zu besitzen als Molche.

Was spricht bei der Kompassorientierung von Vögeln gegen ein einfaches Zweispektren-sensitives, antagonistisches Modell, wie von MUHEIM ET AL. (2002) angenommen? Als erstes wären da die Fixrichtungen bei bichromatischen Lichtern zu betrachten. Unter diesen Bedingungen würden beide spektralen Mechanismen im gleichen Maße gereizt werden. Der empfindlichere kurzwellige Rezeptor müsste die Information des langwelligen wie unter Tageslichtbedingungen unterdrücken und zu normaler Zugorientierung führen. Das ist nicht der Fall.

Darüber hinaus zeigen die vorliegenden Daten mit quantengleichem Rot, wie das von MUHEIM ET AL. (2002) nur im Herbst genutzte, dass es sich bei dem Verhalten der Vögel nicht um eine Drehung der Zugrichtung, sondern um eine Fixrichtung handelt. Im Frühjahr getestet, zeigen die Vögel die gleiche signifikante Richtungsbevorzugung wie im Herbst (3.14). Zudem sieht es so aus, als wäre die Dunkelrichtung der Rotrichtung bei niedriger Intensität gleichzusetzen. Zwischen diesen beiden Bedingungen konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Die Intensität des langwelligen Lichtes scheint einfach nicht auszureichen, um lichtabhängige Mechanismen auszulösen.

Da allen bisher näher untersuchten Fixrichtungen gemein ist, dass sie magnetfeldabhängige, polare Antworten generieren, die nicht auf einem Radikalpaarmechanismus beruhen, wurden weitere Betäubungsversuche durchgeführt. Obwohl sowohl elektrophysiologische (SEMM & BEASON 1990) als auch verhaltensphysiologische Untersuchungen (BEASON & SEMM 1996, MUNRO ET AL.

1997) darauf schließen lassen, dass Magnetit-basierende Rezeptoren eher Informationen über die Magnetfeldintensität liefern kann nicht ausgeschlossen werden, dass unter bestimmten Voraussetzungen auch Richtungsinformationen generiert werden. Aus diesem Grund wurde Rotkehlchen unter weiteren, Fixrichtung-generierenden Bedingungen der Oberschnabel mit einem Lokalanästhetikum betäubt. Dabei wurden Bedingungen die in vorausgegangenen Versuchen zu Kompass-Antworten geführt hatten als Kontrolle Bedingungen gegenübergestellt bei denen Nicht-Kompass-Antworten zu beobachten waren.

Wie schon bei der Mischlichtbedingung Türkis/Gelb konnte nach der Betäubung auch im Dunklen desorientiertes Verhalten beobachtet werden. Bei weißem Licht und bei monochromatischem Grün, Lichtbedingungen bei denen ein Inklinationskompass zum Einsatz kommt, zeigten die Vögel keine Änderung ihres Verhaltens (Abb.3.15 und Abb.3.16). Nicht die Betäubung an sich hat sich also negativ auf die Orientierungsleistung ausgewirkt und zu einer Desorientierung geführt. Es scheint tatsächlich ein Magnetit-basierender Rezeptor bei der Ausprägung von Fixrichtungen beteiligt zu sein, der in diesem Zusammenhang Richtungsinformationen liefert. Im Gegensatz dazu spielen Magnetit-generierte Richtungsinformationen keine Rolle beim Inklinationskompass der Vögel, mit dessen Hilfe die Tiere ihre Zugrichtung aufsuchen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die in der vorliegenden Arbeit analysierten Daten zwei Arten von Richtungsantworten unterschiedlicher Natur bei Rotkehlchen dokumentieren. Kompass-Antworten, die auf einem Radikalpaarmechanismus basieren und die Vögel befähigen mittels eines Inklinationskompasses ihre Zugrichtung aufzusuchen. Und Nicht-Kompass-Antworten denen anscheinend ein Magnetit-abhängiger Mechanismus zugrunde liegt. Beide Systeme scheinen in der Ausprägung der Verhaltensantworten abhängig von den vorliegenden Lichtbedingungen zu sein.

Nicht-Kompass-Antworten zeigen eine Reihe von Gemeinsamkeiten, die aber nach dem heutigen Stand des Wissens über Magnetfeldrezeption immer noch schwer zu interpretieren sind.

Bichromatische Mischlichter prägen wellenlängenabhängige Fixrichtungen aus. Sehr intensive, monochromatische Lichter führen im kurzwelligen Bereich des Spektrums zu vermehrt axialem Verhalten, oder ebenfalls zu Fixrichtungen. Der Funktionsbereich der unterliegenden Mechanismen lässt sich durch Gewöhnungseffekte erweitern. Unter Bedingungen, in denen kein oder nur sehr wenig Licht vorliegt, wird ebenfalls eine spezifische Fixrichtung ausgeprägt. Allen bisher untersuchten Nicht-Kompass-Antworten ist gemein, dass anscheinend ein zweiter, magnetitbasierender Mechanismus zugeschaltet wird. Wie können diese Phänomene, die auf sehr komplexe Interaktionen verschiedener Wirkmechanismen untereinander schließen lassen, interpretiert werden?

Das Radikalpaarmodell von RITZ ET AL. (2000) schlägt vor, dass durch Photonenabsorption ein Photopigment in einen Anregungszustand gebracht wird, in dem es Radikalpaare bilden kann und elektrische Signale generiert, die in magnetische Kompassinformation umgesetzt werden. Bis heute ist weder genau bekannt, welcher Natur die entscheidenden Rezeptoren sind, noch in welchen Zelltypen und damit wo der Rezeptionsprozess stattfindet. Die folgenden Annahmen sind deshalb rein spekulativ.

Eine Rolle der Stäbchen und Zapfen bei der Magnetrezeption von Vögeln wurde bisher nie angenommen, da Rhodopsin und andere Opsine keine Radikalpaare bilden können. Deshalb kamen die Cryptochrome als mögliche spezialisierte Photorezeptoren für die Magnetrezeption ins Gespräch. Bei Pflanzen sind Cryptochrome als blaulichtabsorbierende Photorezeptoren gut bekannt, wo sie in Wachstums-, Entwicklungs- und circadiane Prozesse involviert sind. In einer neueren Studie wurde die Cryptochrom-abhängige Hypocotylwachstumshemmung bei *Arabidopsis thaliana*

unter dem Einfluss künstlich angelegter, sehr schwacher Magnetfeldänderungen untersucht (AHMAD ET AL., *Planta* im Druck). Bei Blaulichtbestrahlung, bei der Cryptochrome als Photorezeptoren beteiligt sind, erhöhte sich die Wachstumsunterdrückung wenn die Intensität des vorliegenden Magnetfeldes erhöht wurde. Bei Rotlichtbestrahlung und in Dunkelheit, wo Phytochrome beteiligt sind, konnte dieser Effekt nicht beobachtet werden, ebenso wenig bei Cryptochrom-mutanten Pflanzen. Die Magnetfeldsensitivität ist in diesem Fall also an einen Cryptochrom-abhängigen Verarbeitungsweg gekoppelt. Wie Photolyasen untergehen pflanzliche Cryptochrome einer lichtabhängigen Photoreduktion des Flavin-Kofaktors FAD (GIOVANI ET AL. 2003). In Dunkelheit liegt der Flavinchromophor von Cryptochrom in einer oxidierten Form vor. Nach Bestrahlung mit UV- oder Blaulicht geht er durch Photonenabsorption in einen angeregten Singlett-Zustand über, von wo er einer Photoreduktion untergeht. Das heißt über einen Elektronentransfer im Protein bekommt FAD von Tryptophan ein Elektron und bildet ein Radikalpaar, das aus einem Flavosemiquinonradikal und einem Tryptophanylradikal besteht, die je nach Elektronenspinrichtung in einer Singlett- oder Triplettform vorliegen. Beide Zustände sind vorübergehend und können von dem einen Zustand in den anderen konvertieren. Ein externes Magnetfeld beeinflusst über die sogenannten Hyperfeinen Wechselwirkungen die Dynamik dieses Übergangs. Da Singlett- und Triplettprodukte chemisch unterschiedlich reagieren, könnte auf einem noch unbekannten nachgeschalteten Verarbeitungsweg eine Spin-Selektivität entstehen, die einen Mechanismus ermöglicht, bei dem magnetische Effekte in neurophysiologische Signale umgesetzt werden. Cryptochrom ist somit auch ein aussichtsreicher Kandidat für ein magnetosensitives Rezeptormolekül bei Tieren und könnte der Reaktionspartner in dem von RITZ ET AL. (2000) postulierten Radikalpaarmechanismus sein. Unterstützt wird diese Annahme von dem Nachweis von Cryptochrom in der Vogelretina (MÖLLER ET

AL. 2004, MOURITSEN ET AL. 2004). Das Absorptionsspektrum pflanzlichen Cryptochroms (etwa 300 bis 500 nm) sprach bisher allerdings gegen seine Beteiligung beim tierischen Magnetperzeptionsmechanismus, wo bei Licht einer Wellenlänge von 565 nm noch gute Orientierung möglich war. In einer Arbeit von GALLAND & TÖLLE (2003) über Untersuchungen am Blaulichtrezeptor des Pilzes *Phycomyces blakesleeanus* wird ein ähnliches Redox-Modell wie für Cryptochrom beschrieben. Der Flavinphotorezeptor durchläuft hier einen Photozyklus von seiner oxidierten Form, über ein Semiquinon das das Effektmolekül für biologische Reaktionen darstellt (z.B. Phototropismus) bis zu seiner völlig reduzierten Hydrochinon Form. Alle drei Redoxformen agieren als Chromophore mit eigener photochemischer Charakteristik (SCHMIDT & GALLAND 1999). Bestrahlung mit kurzwelligem Licht überführt die oxidierte Form des Flavins in seine bioaktive Semiquinon Form. In der Abwesenheit von Licht zerfällt es wieder in den Grundzustand. Die Anwesenheit von langwelligem Licht überführt das Semiquinon in einer beschleunigten Reaktion über die Hydroquinon Form in den Grundzustand. Das oxidierte Flavin und das Hydroquinon wirken antagonistisch und bestimmen damit die Menge an Semiquinon. Rotlichtbeleuchtung führte bei *Phycomyces* zu komplexen Effekten die von einer Steigerung der biologischen Reaktion bis hin zu deren Umkehr ging (GALLAND 1998). Die Autoren vermuten deshalb ein Rotlicht-absorbierendes Rezeptorintermediat in Form des Semiquinons, während die beiden anderen Formen den eigentlichen Blaurezeptor ausmachen.

Das Absorptionsspektrum von tierischem Cryptochrom ist noch nicht bekannt. Vielleicht hat es ein breiteres Absorptionsspektrum als Pflanzencryptochrom oder es erhält Energie von anderen Photopigmenten, ähnlich den Lichtsammelpigmenten der Photosynthese (BERG ET AL. 2003). Was bekannt ist, ist das Cryptochrome in vitro

stabile Semiquinone bilden können, die Licht bis zu einer Wellenlänge von 600 nm absorbieren können (LIN ET AL. 1995).

Die Wirkung von intensivem monochromatischem Licht auf der anderen Seite führt zu der Annahme, dass diese Rezeptoren mit dem normalen visuellen Input auf eine komplexe Art und Weise interagieren. Eine reine Verschiebung des Photozyklus von Cryptochrom in den langwelligen Bereich dürfte nur wellenlängenabhängig sein. In allen untersuchten Fällen scheint es allerdings nicht die Funktion des Cryptochroms selbst zu sein, die von intensivem monochromatischem Licht beeinflusst wird, sondern eher die von anderen Photopigmenten.

Die Tatsache, dass Licht der selben Wellenlänge bei niedriger Intensität gute Orientierung erlaubt, die magnetische Kompassorientierung aber plötzlich abbricht, wenn die Intensität zunimmt, lässt auf einen Wechsel der unterliegenden Mechanismen bei Intensitätserhöhung schließen. Die vorliegenden Experimente wurden unter Lichtbedingungen ausgeführt, bei denen, zumindest beim Menschen, der Wechsel von skotopischen (stäbchenabhängiges Dämmerungssehen) zu photopischen Sehen (zapfenabhängiges Tageslichtsehen) stattfindet. Bei intensiverem Licht könnten also auch die Zapfen eine gewisse Rolle spielen. Auch wenn sie keinen direkten magnetischen Input hervorbringen, so könnten sie doch Informationen liefern, wie z.B. über die allgemeine Hintergrundhelligkeit, die gebraucht werden könnte, um die Triplettausbeuten der Radikalpaare in den verschiedenen Raumrichtungen miteinander zu vergleichen. Eine interessante Beobachtung ist, dass die Intensitäten des Lichtes, bei denen das Auftauchen von axialem Verhalten beobachtet wurde mit der jeweiligen Wellenlänge des monochromatischen Lichtes anzusteigen scheint, von Blau über Türkis zu Grün. Dieses Verhältnis könnte die unterschiedliche Sensibilität der verschiedenen Farbzapfen widerspiegeln. MAIER (1992) beschreibt für den Sonnenvogel, *Leiothrix lutea*, eine spektrale Empfindlichkeitskurve, die sich von 320 nm bis 680 nm erstreckt.

In einer Belohnungsdressur wurde der Vogel trainiert, eine dunkle Scheibe von einer durchleuchteten Scheibe zu unterscheiden. Die jeweils durchleuchtete Mattscheibe konnte somit mit Licht verschiedener Wellenlängen und Intensitäten durchstrahlt werden. Vier Bereiche hoher Empfindlichkeit konnten so ermittelt werden. Ein Gipfel befindet sich im UV-Bereich (Maximumswellenlänge MW = 370 nm), einer im Blau-Bereich (MW = 460 nm), einer im Grün-Bereich (MW = 530 nm) und einer im Rot-Bereich des Spektrums (MW = 620 nm). Aus mikrospektrophotometrischen Untersuchungen, die zusätzlich das Vorhandensein von Ölkügelchen in den Innengliedern der Zapfen berücksichtigen, die teilweise als Kantenfilter wirken und kurzwelliges Licht absorbieren (auf die Retina auftreffendes Licht wird erst ab einer bestimmten Wellenlänge zu den Außensegmenten mit den Photopigmenten durchgelassen) konnte die effektive Empfindlichkeit der Einzelzapfen ermittelt werden. Es gilt: die sogenannten SWS-Zapfen (short-wavelength-sensitive), die ihr Absorptionsmaximum im blauen Teil des Spektrums ($\lambda_{\text{max}} = 454 \text{ nm}$) besitzen, sind empfindlicher als die MWS-Zapfen (middle-wavelength-sensitive; mit $\lambda_{\text{max}} = 499 \text{ nm}$) aus dem grünen Teil des Spektrums und die LWS-Zapfen (long-wavelength-sensitive; mit $\lambda_{\text{max}} = 568 \text{ nm}$) aus dem roten Bereich. Am empfindlichsten sind die UV-Zapfen, die ihr Absorptionsmaximum im violetten bis ultravioletten Bereich des Lichtes besitzen ($\lambda_{\text{max}} = 355 \text{ nm}$). Verhaltensversuche mit australischen Brillenvögeln geben Hinweise darauf, dass axiales Verhalten unter monochromatischem UV-Licht schon unter Lichtintensitäten auftaucht, die unter denen liegen, die bei den monochromatischen Lichtern aus dem blau-grünen Teil des Spektrums als Kontrollbedingungen verwendet wurden (persönliche Mitteilung von W. Wiltschko). Zusammenfassend stünden diese Beobachtungen im Einklang mit der Annahme einer Zapfenbeteiligung bei Magnetrezeptionsprozessen, die unter monochromatischen Bedingungen nur dann

unbeeinflusst vonstatten gehen, wenn die Testlichter die Zapfen nicht über ein bestimmte Schwelle hinaus aktivieren würden.

Warum könnte die Zapfenaktivierung mit dem Magnetrezeptionssystem interagieren? Der Output eines bestimmten Zapfentyps wird beeinflusst von der Wellenlänge des vorliegenden Lichts und seiner Intensität. Beide Parameter zusammen ergeben einen spezifischen Wert. Die Farbwahrnehmung bei Vögeln basiert auf der Balance der ausgegebenen Signale der vier Zapfentypen, die z.B. in einer Ganglionzelle detektiert und moduliert werden, wo die Information von allen Photorezeptoren zusammenläuft.

Natürliches Licht wird durch seine spektrale Zusammensetzung immer mehrere Zapfentypen anregen. Somit bekommt jeder Zapfentyp einen bestimmten Erregungsbetrag durch Photonen. Unter natürlichen Bedingungen wird das Farbwahrnehmungssystem darauf eingestellt sein, eine Mischung aller wahrnehmbarer Wellenlängen zu empfangen und zu verrechnen. Trifft allerdings monochromatisches Licht kleiner Bandbreite aber hoher Intensität auf die Retina, könnte der Unterschied zwischen der Anregung der einzelnen Zapfen, die auf ihre Gegenfarbenganglionzelle projizieren, so groß werden, dass er vom System nicht mehr als normal akzeptiert wird und die Ganglionzelle keine ausreichende Aktivität zeigen würde. Ob diese Fehlfunktion das Magnetrezeptionssystem direkt beeinflusst oder ob höher geschaltete neuronale Systeme im Falle von nicht vertrauenswürdiger Information des Farbwahrnehmungssystems beschließen, auch Magnetkompassinformation zu ignorieren, ist schwierig zu entscheiden. Dennoch bedeutet dies, dass die beobachteten Nichtkompassantworten keine funktionale Bedeutung haben müssen, sondern eher Nebenprodukte eines Rezeptionssystems sind, das außerhalb seiner Funktionsgrenzen gebracht wurde.

Einen weiteren Hinweis auf die Beteiligung des optischen Systems liefern die vorläufigen Ergebnisse dieser Arbeit, bei denen Rotkehlchen mit klaren und trüben

Linsen auf den Augen getestet wurden. Nur wenn das rechte Auge freie Sicht hatte, waren die Vögel in der Lage sich zu orientieren. Durch die aufgeklebte Occlusionfolie konnte gewährleistet werden, dass die Intensität des einfallenden Lichtes auf die Retina bei beiden Augen gleich war. Die Versuche mit der trüben Linse auf dem rechten Auge sprechen dafür, dass nicht die Abwesenheit von Licht an sich dafür verantwortlich ist, dass die Orientierung zusammenbricht, wie es von WILTCHKO ET AL. (2002) für Rotkehlchen mit lichtundurchlässigen Augenklappen beschrieben wird. Vielmehr scheint das Formensehen im rechten Auge eine entscheidende Rolle zu spielen.

Bei Vögeln ist die Asymmetrie der visuellen Funktionen gut erforscht, wobei jede Hirnhälfte auf bestimmte Funktionen spezialisiert ist (zusammenfassend GÜNTÜRKÜN 1997). Die optischen Nerven überkreuzen fast vollständig und Querverbindungen zwischen den beiden Hirnhälften sind nur wenig ausgeprägt. Das heißt, dass visueller Input vom rechten Auge überwiegend in der linken Hirnhälfte verarbeitet wird und umgekehrt. Studien mit einäugigen Vögeln weisen darauf hin, dass es eine funktionelle Trennung zwischen den beiden Hirnhälften gibt, wobei die linke Auge/rechte Hemisphäre Kombination auf geometrische Aspekte des Sehens (TOMMASI & VALLORTIGARA 2001) spezialisiert ist, während die rechte Auge/linke Hirnhälfte Kombination überwiegend Objektwahrnehmung verarbeitet (ROGERS 1996, GÜNTÜRKÜN 1997, PRIOR & GÜNTÜRKÜN 2001). Diese Laborexperimente wurden ergänzt durch Freilandversuche mit Brieftauben, die über weite Distanzen unter monokularen Bedingungen nach Hause fliegen mussten. Vögel mit nicht abgedecktem rechten Auge flogen besser zurück, als Vögel mit nicht abgedecktem linken Auge offen, was darauf schließen lässt, dass auch Prozesse wie kontrolliertes Fliegen, navigieren und Heimfinden von der linken Hirnhälfte dominiert werden (ULRICH ET AL. 1999, PRIOR ET AL. 2001). Die Unterschiede der beiden Behandlungen waren vergleichsweise klein, bei einer Auflassung bei bedecktem Himmel traten allerdings

merkliche Unterschiede der Verschwinderichtung und der Heimkehrgeschwindigkeit auf. Das könnte auf das mögliche Mitwirken des Magnetkompasses der Vögel hinweisen.

WILTSCHKO ET AL. (2002) testeten Rotkehlchen in Orientierungstrichtern auf eine mögliche Lateralisation des Magnetkompasses. Die beidäugige Kontrolle orientierte sich unter monochromatischem grünen Licht signifikant in die jahreszeitlich passende Zugrichtung. Bei den monokularen Bedingungen wurden den Vögeln mit Metallkappen jeweils ein Auge abgedeckt, sodass Licht nur auf das andere Auge auftreffen konnte. Mit nicht abgedecktem rechten Auge zeigten die Vögel im Erdmagnetfeld getestet, keinen Unterschied zur Kontrolle. Mit gedrehter Vertikalkomponente konnte die erwartete Umkehr beobachtet werden, die auf einen Inklinationskompass schließen lässt. War allerdings das rechte Auge abgedeckt kam es zu desorientiertem Verhalten, d.h. der Vogel war nicht in der Lage die relevante Richtungsinformation vom Erdmagnetfeld zu erlangen.

Diese Beobachtungen lassen auf eine starke Lateralisation des Magnetkompasses bei Vögeln schließen. Prozesse, die zu einer Perzeption von Richtungsinformationen mit Hilfe des Erdmagnetfeldes führen, scheinen ausschließlich im rechten Auge lokalisiert zu sein. Daraus folgt, dass die ersten Verrechnungsschritte hauptsächlich von der linken Hirnhälfte geleistet werden.

Elektrophysiologische Untersuchungen an Tauben und dem australischen Brillenvogel zeigen, dass magnetische Reize von neuronalen Strukturen des akzessorischen optischen Systems verarbeitet werden, wo Richtungsänderungen des Magnetfeldes zu Aktivitäten im *nucleus of the basal optic root*, nBOR, geführt haben. Ähnliche Antworten konnten für das *Tectum opticum* gezeigt werden (SEMM ET AL. 1984, SEMM & DEMAINE 1986, BEASON & SEMM 1987). Beide Mittelhirnstrukturen ziehen zum *Rotundus* (HELLMANN & GÜNTÜRKÜN 2001, DIEKAMP ET AL. 2001), einer Relaisstation im Zwischenhirn die

durch Richtungsänderungen des Magnetfeldes aktiviert wird. Er bildet mit dem Ectostriatum einen Teil des tectofugalen Systems. Bei Tauben hängt die Lateralisation der Objekterkennung an diesem System.

Abschließend wird ein hypothetisches Modell entwickelt, dass die komplexen Interaktionen aller möglicherweise beteiligten Systeme bei der lichtabhängigen Magnetfeldwahrnehmung bei Rotkehlchen zusammenfasst.

Da es sich bei Rotkehlchen in der Zugphase um einen dämmerungs- bis nachtaktiven Vogel handelt, möchte ich von einem System ausgehen, dass im mesopischen Bereich des visuellen Systems arbeitet. Unter natürlichen Bedingungen werden Informationen über magnetische Richtungen von Cryptochrom-gesteuerten Rezeptoren perzipiert und im Zusammenspiel mit anderen Sehpigmenten in die jahreszeitlich passende Zugrichtung umgesetzt, die einem Inklinationskompass unterliegt. Für die Beschaffenheit dieser Information könnte generell gelten:

1. das Cryptochromsystem wird aktiviert und meldet „Licht ist vorhanden“ und
2. das Opsinsystem meldet „durch gleichmäßige Erregung aller Rezeptoren liegen keine Ungleichverteilungen der Hintergrundbeleuchtung vor.“.

Unter Tageslichtbedingungen würde eine Information dieser Art in höheren Zentren als „richtig“ verrechnet werden. Überträgt man diese Forderungen auf die Verhaltensantworten die bisher unter künstlichen Laborbedingungen beobachtet wurden, könnte das für die einzelnen Versuchsbedingungen bedeuten:

Weißes Licht und schwaches, monochromatisches Licht aus dem blau-grünen Bereich

Über Photonenabsorption kommt es im Cryptochromsystem zur Ausprägung eines Radikalpaares, dass abhängig vom vorliegenden Magnetfeld Singlett- bzw. Triplettprodukte bildet, die zu den spezifischen Aktivitätsmustern auf der Retina führen,

aus denen der Vogel Richtungsinformationen interpretieren kann (für Details siehe Einleitung). Das Opsinsystem wird im Falle von weißem Licht gleichmäßig erregt, bzw. im Falle von schwachem, grünen Licht noch nicht über seinen Schwellenwert aktiviert. Es liefert somit keine Information über eine mögliche Ungleichverteilung der Hintergrundbeleuchtung. Höhere Zentren erhalten unter diesen Bedingungen ein Signal, das normale Zugorientierung mittels eines Inklinationskompasses möglich macht.

Monochromatisches Licht aus dem blau-grünen Bereich hoher Intensität

Auch unter dieser Bedingung wird das Cryptochromsystem erregt und meldet Licht. Durch die hohe Intensität des monochromatischen Lichtes werden auch einzelne Zapfen aktiviert und führen zu einer Ungleichverteilung des Lichtes in der Hintergrundwahrnehmung, die mit der Interpretation der Radikalpaar-generierten Information interferiert. Das punktuelle Erregungsmuster könnte zu einem Signal führen, welches höhere Zentren dazu veranlasst ein zweites System der Magnetrezeption zuzuschalten. Dieses könnte zur Ausprägung von Nicht-Kompass-Antworten führen, die keinem Inklinationskompass unterliegen. Die Tatsache, dass im Verhaltensexperiment eine Abhängigkeit zwischen dem vorliegenden Lichtregime und der Ausprägung von Nicht-Kompass-Antworten (unterschiedliche, axiale Richtungsbevorzugungen bis hin zu einer Fixrichtung) beobachtet werden konnte, ließe sich auf diesem Weg erklären. Es wäre vorstellbar, dass ungleichgewichtige Hintergrundbeleuchtungen wellenlängenabhängig zu unterschiedlichen Verhaltensantworten führen.

Bichromatisches Licht

Bichromatisches Licht führt zu einer ähnlichen Situation. Auch hier werden wellenlängenabhängige Fixrichtungen ausgeprägt. In Kombination mit der Ungleichverteilung der Hintergrundbeleuchtung könnte bei diesen Bedingungen unter

Umständen zusätzlich ein wenig vertrauenswürdiger Output des Cryptochrom-Systems hinzukommen. Durch die bichromatische Natur des Testlichtes wäre eine Verschiebung der Dynamik des Photozyklus über die Semiquinonform denkbar. Ein zweiter Mechanismus wird zugeschaltet.

Langwelliges Licht

Wegen der geringen Empfindlichkeit der LWS-Zapfen wird das Opsinsystem noch nicht aktiviert und meldet somit keine Ungleichverteilung der Hintergrundbeleuchtung. Das Cryptochromsystem wird über seinen Rotrezeptor aktiviert und meldet das Vorhandensein von Licht, eine Situation die in höheren Zentren dazu führt keinen zweiten Mechanismus der Magnetrezeption zuzuschalten. Da das rotabsorbierende Semiquinon allerdings keine, bzw. andere Radikale bildet und der Pool an biologisch aktiven Flavinformen sukzessive durch deren Überführung in die vollreduzierte Form entleert wird, erhält der Vogel keine Richtungsinformation und zeigt desorientiertes Verhalten.

Vorgewöhnungen an langwelliges Licht

Auch hier meldet das Cryptochrom-System über seinen Rotlichtrezeptor Licht, bei ausgeglichener Hintergrundbeleuchtung. In der Adaptationsphase könnte im Gegensatz zu der eben beschriebenen Situation allerdings der bioaktive Radikalpool über den Rotlichtrezeptor mit Reduktionsäquivalenten aufgefüllt worden sein. Auf der Retina des Vogels wird über einen Radikalpaarmechanismus, wenn auch möglicherweise in abgeschwächter Form, das spezifische Muster generiert, welches dem Tier ermöglicht mittels eines Inklinationskompasses seine Zugrichtung aufzusuchen.

Orientierung in absoluter Dunkelheit

In dieser Versuchsbedingung meldet weder das eine noch das andere System Licht. Der zweite Mechanismus der Magnetfeldrezeption wird eingeschaltet und es kommt zur Ausprägung einer Fixrichtung, die nicht dem Inklinationskompass unterliegt.

Kompass-Antworten scheinen also allein auf einem Radikalpaarmechanismus zu beruhen, während Nicht-Kompass-Antworten von Magnetit-basierenden Rezeptoren beeinflusst werden. Die Tatsache, dass auch in Dunkelheit, wo ein Photonen-abhängiges System nicht funktionieren würde eine Fixrichtung ausgeprägt wird und der Abbruch von Nicht-Kompass-Antworten nach Betäubung des Oberschnabels deuten darauf hin das entgegen bisheriger Annahmen Magnetit-basierende Rezeptoren auch Richtungsinformationen liefern können. Die biologische Relevanz dieser Fixrichtungen bleibt allerdings unklar. In diesem Zusammenhang sind für eine Reihe anderer Vögel populationsspezifische und anscheinend angeborene Fixrichtungen beschrieben worden. Von ihrer Kolonie verfrachtete Seeschwalben zeigten unabhängig von der Richtung zurück zur Kolonie Tendenzen immer nach Süd-Ost zu fliegen (GRIFFIN & GOLDSMITH 1955, GOLDSMITH & GRIFFIN 1956). Im Herbst verfrachtete Stockenten (BELLROSE 1958) flogen unabhängig von der Richtung zurück zum Heimatteich in nord-nord-westlicher Richtung ab. MATTHEWS (1961) findet ein ähnliches Verhalten bei Enten und führte den Begriff der ‚nonsense-orientation‘ ein. Die Fixrichtungen variierten von Population zu Population, basierten im Gegensatz zu der hier im Dunklen gezeigten nordöstlichen Richtung allerdings auf einem optisch gesteuerten Kompasssystem (nur bei klarem Himmel) und schienen angeboren zu sein. Selbst wenn sie einen adaptiven Vorteil für die Tiere haben, konnte dieser nicht geklärt werden (MATTHEWS & COOK 1982).

Die Tatsache, dass Magnetit im Tierreich bei vielen Arten vorkommt (zusammenfassend Kirschvink et al. 1985) könnte darauf hinweisen das Magnetit-basierende Rezeptoren einen sehr ursprünglichen Typ des Magnetkompasses darstellen. Im Laufe der Evolution könnte ein zweiter, im Bezug auf Richtungsinformationen vom Erdmagnetfeld vielleicht aussagekräftigerer Mechanismus entwickelt worden sein, der sich heute in Form des Inklinationskompasses darstellt. Bei Tieren die einen Inklinationskompass entwickelt haben könnte der Magnetit-basierende Mechanismus einen funktionalen Wechsel vollzogen haben und nun eher Informationen über Intensitätsänderungen generieren. Die Fähigkeit Richtungsinformationen zu liefern ist allerdings anscheinend nicht ganz verloren gegangen, wobei die Verrechnung dieser Information, zumindest bei Vögeln nicht zu einem biologisch relevanten Verhalten führt.

Diese Annahmen sind nach dem heutigen Stand der Wissenschaft rein spekulativ. Die Aufklärung der komplexen Interaktionen verschiedener Magnetrezeptoren, deren Lage, Struktur und Verarbeitungszentren bleibt auch in Zukunft ein spannende Herausforderung im Feld der Orientierungsforschung.

Ausblick

Das in dieser Arbeit vorgeschlagene Modell könnte in einer Reihe von Verhaltensversuchen überprüft werden.

Ein entscheidender Versuch wäre es, meiner Meinung nach, Rotkehlchen in einem höher intensiven langwelligen Licht zu testen. Erwartungsgemäß müßte sich ab einer gewissen Intensität, nämlich wenn die unempfindlicheren Zapfen erregt werden, das Verhalten von einer Desorientierung in eine Nicht-Kompassantwort übergehen.

Interessant wären auch Versuche mit trichromatischen Lichtern, z.B. zwei Komponenten aus dem blau-grünen Teil des Spektrums und eine aus dem langwelligen

Bereich. Selbst bei sehr hohen Intensitäten müsste das Opsinsystem eine Gleichverteilung der Hintergrundbeleuchtung melden, da viele Zapfen erregt werden. Da das Cryptochromsystem ebenfalls aktiviert wäre und die Dynamik zugunsten der Kurzwellenrezeptoren verschoben würde, müsste es sowohl bei schwacher als auch bei sehr starker Beleuchtung zu Zugorientierung kommen.

Die Intensitätsabhängigkeit des Zapfensystems müsste auch bei Rotkehlchen mit UV-Licht getestet werden.

Darüberhinaus wären Tests denkbar, zeitabhängige Faktoren der Adaptation zu untersuchen. Es wäre interessant zu wissen, wie schnell sich Rotkehlchen an langwelliges Licht gewöhnen, da dies Rückschlüsse zulassen würde ob und wie schnell möglicherweise der Semiquinonpool des Cryptochroms angefüllt werden würde.

Die Brillenversuche der letzten Saison hatten eher den Charakter einer Testphase, um die optimale Methode der Befestigung der Linsen zu untersuchen. Dennoch sind bei diesen wenigen vorläufigen Tests interessante Aspekte aufgetaucht, die es verdienen in einer statistisch aussagekräftigeren Form nach dem Standardprocedere analysiert zu werden. Denkbar wäre in diesem Zusammenhang auch eine Versuchsanordnung, in der Tiere, die in einem weissen, so uniformen als möglich gestalteten Trichter gegen Tiere getestet werden, die z.B. ein Gittermuster präsentiert bekommen.

5. Zusammenfassung

Bisher konnte allein für den Magnetkompass der Vögel ein Mechanismus der Magnetperzeption identifiziert werden. In Verhaltensversuchen, die Zugorientierung als Kriterium einsetzten, ob Magnetrezeption ungestört abläuft oder nicht, konnte dieser Mechanismus analysiert werden.

Die Experimente zeigten, dass der Magnetrezeptionsmechanismus lichtabhängig ist. Vögel die im blau bis grünen Teil des Spektrums in Orientierungstrichtern getestet wurden bevorzugten signifikant ihre der Jahreszeit entsprechende Zugrichtung. Führt man diese Tests mit längerwelligerem Licht durch, zeigten die Tiere Desorientierung. Durch die gezielte Manipulation des umgebenden Erdmagnetfeldes durch künstliche Felder, ergab sich ein Wirkprinzip des Magnetkompasses der Vögel, welches nichts mit dem der uns bekannten technischen Kompass gemein hat. Die Tiere richten sich nicht nach der Polarität des Feldes, sondern detektieren vielmehr den Neigungsgrad und den Verlauf der magnetischen Feldlinien.

Durch den Einsatz von Hochfrequenzfeldern als diagnostisches Werkzeug, konnte gezeigt werden, dass der Inklinationskompass der Vögel auf einem Radikalprozess basiert. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass der Sitz des lichtabhängigen Magnetkompasses im rechten Auge lokalisiert ist.

Unter bestimmten künstlichen Lichtbedingungen wurden von Rotkehlchen allerdings Verhaltensantworten gezeigt, die von der normalen Zugorientierung abwichen. In der vorliegenden Arbeit werden gerade jene Phänomene genauer analysiert, die in der Vergangenheit zu Nicht-Kompass-Antworten geführt haben.

Die Intensitätserhöhung kurzwelliger Lichter hatte zu vermehrt axialem Verhalten geführt, eine Kombination aus langwelligem, gelben Licht mit einer kurzwelligen

Komponente hatte zu Fixrichtungen geführt, d.h. die Vögel zeigten nicht mehr die saisontypische Zugumkehr.

Auf biogenem Eisen (Magnetit) basierende Rezeptoren der Magnetfeldwahrnehmung werden als zweites System der Perzeptionsmöglichkeit diskutiert, wobei ihnen im Zusammenhang mit dem ‚Kartensinn‘ eher eine Intensitätssensibilität zugeschrieben wird.

In der vorliegenden Arbeit wurden Versuche durchgeführt, die das komplexe Zusammenspiel unterschiedlicher Perzeptionsmechanismen des Erdmagnetfeldes untersuchen. Mischlichtbedingungen wurden daraufhin untersucht, ob sie einem radikalpaar-basierenden Inklinationskompass unterliegen, oder nicht. Für türkiselbes Mischlicht wird gezeigt, dass die eingeschlagene Fixrichtung nicht mit Hilfe eines Inklinationskompasses aufgesucht wird. Darüber hinaus beruht die Richtungswahl des getesteten Vogels nicht auf einem Radikalpaarmechanismus, ist aber abhängig vom vorliegenden Magnetfeld. Da Magnetit bei Vögeln in der Oberschnabelregion lokalisiert werden konnte, wurden Betäubungsversuche mit einem Lokalanästhetikum durchgeführt. Die Fixrichtung bricht zusammen und die Vögel zeigen desorientiertes Verhalten. Im Gegensatz dazu bleiben Vögel unter Grün und Weisslicht, Bedingungen wo ein Inklinationskompass zum Einsatz kommt, mit Oberschnabelbetäubung unbeeindruckt und suchen die jahreszeitlich passende Richtung auf.

Für kurzweilige Lichter wird eine Intensitätsabhängigkeitsstudie durchgeführt, die analysiert ab wann Zugorientierung in Nicht-Kompass-Antworten umschlägt. Die Wellenlängenabhängigkeit der Intensitätssensitivität, die beobachtet wird, lässt auf die Beteiligung des optischen Systems schliessen.

Deshalb wurden Versuche durchgeführt, die über die Lateralisation des Magnetkompasses hinaus die Rechtsdominanz des Rotkehlchenauges genauer

untersucht haben. Mittels einer Brille, die die gleiche Lichtintensität auf beide Augen fallen ließ, aber in klare und unscharfe Wahrnehmung der Umgebung unterschied, konnte herausgefunden werden, dass über die reine Aktivierung von Licht hinaus Formensehen eine entscheidende Rolle zu spielen scheint.

Versuche in absoluter Dunkelheit zeigen, dass von Rotkehlchen trotz der Abwesenheit von Licht signifikant eine Vorzugsrichtung aufgesucht wird, die keiner saisonalen Zugumkehr unterläuft. Die Fixrichtung beruht nicht auf einem Inklinationsskompass und sie bricht nach Oberschnabelbetäubung zusammen.

Alle bisher analysierten Nicht-Kompass-Antworten scheinen auf einem zweiten, magnetit-basierenden Mechanismus zu beruhen. Diese Rezeptoren scheinen neben Intensitätsinformationen des Erdmagnetfeldes auch Richtungsinformationen zu generieren. Die biologische Relevanz der ihnen unterliegenden Fixrichtungen bleibt allerdings ungeklärt.

6. Literaturverzeichnis

- ABLE, K. P. (1982): Skylight polarization patterns at dusk influence migratory orientation in birds. *Nature* 299: 550-551.
- ABLE, K. P., ABLE, M. A. (1993): Daytime calibration of magnetic orientation in a migratory bird requires a view of skylight polarization. *Nature* 364: 523-525.
- AKESSON, S. (1994): Comparative orientation experiments with different species of passerine long-distance migrants: effect of magnetic field manipulation. *Anim. Behav.* 48: 1379-1393.
- BAILEY, M. J., CHONG, N. W., XIONG, J., CASSONE, V. M. (2002): Chickens' Cry2: molecular analysis of an avian cryptochrome in retinal and pineal photoreceptors. *FEBS Letters* 513: 169-174.
- BATSCHLET, E. (1981): Circular statistics in biology. Academic Press, London.
- BEASON, R. C., NICHOLS, J. E. (1984): Magnetic orientation and magnetically sensitive material in a transequatorial migratory bird. *Nature* 309: 151-153.
- BEASON, R. C., BRENNON, W. J. (1986): Natural and induced magnetization in the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ethology* 91: 75–80.
- BEASON, R. C., SEMM, P. (1987): Magnetic responses of the trigeminal nerve system of the bobolink, *Dolichonyx oryzivorus*. *Neurosci. Lett.* 80: 229-234.
- BEASON, R. C., SEMM, P. (1996): Does the avian ophthalmic nerve carry magnetic navigational information? *J. Exp. Biol.* 199: 1241–1244.
- BEASON, R. C., DUSSOURD, N., DEUTSCHLANDER, M. (1995): Behavioural evidence for the use of magnetic material in magnetoreception by a migratory bird. *J. Exp. Biol.* 198: 141–146.

- BECK, W., WILTSCHKO, W. (1988): Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas). In: Ouellet H (ed) Acta XIX Congr Int Ornithol Vol II. University of Ottawa Press, Ottawa, pp. 1955–1962.
- BELLROSE, F. C. (1958): The orientation of displaced waterfowl in migration. Wilson Bull. 70: 20-40.
- BERG, J. M., TYMOCZKO, J. L., STYER, L. (2003): Biochemie. Heidelberg: Spektrum Akad. Verlag.
- BEZZEL, E. (1993): Kompendium der Vögel Mitteleuropas. Aula Verlag, Wiesbaden
- BLOTZHEIM, G. (1988): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Aula Verlag, Wiesbaden.
- BOLES, L. C., LOHMANN, K. J. (2003): True navigation and magnetic map in spiny lobsters. Nature 421: 60–63.
- CASHMORE, A. R., JARILLO, J. A., WU, Y.-J., LIU, D. (1999): Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. Science 284: 760-765.
- DEUTSCHLANDER, M. E., PHILLIPS, J. B., BORLAND, S. C. (1999): The case for light-dependent magnetic orientation in animals. J. Exp. Biol. 202: 891-908.
- DIEKAMP, B., HELLMANN, B., TROJE, N. F., WANG, S. R., GÜNTÜRKÜN, O. (2001): Electrophysiological and anatomical evidence for a direct projection from the nucleus of the basal optic root to the *nucleus rotundus* in pigeons. Neurosci. Lett. 305: 103-106.
- EDMONDS, D. T. (1992): A magnetic null detector as the migrating bird's compass. Proc. R. Soc. Lond. B 249: 27-31.
- EDWARDS, H. H., SCHNELL, G. D., DUBOIS, R. L. , HUTCHISON, V. H. (1992): Natural and induced remanent magnetism in birds. Auk 109: 43-56.

- EMLEN, S. T., EMLEN, J. T. (1966): A technique for recording migratory orientation in captive birds. *Auk* 83: 361-367.
- FLEISSNER, G., HOLTKAMP-RÖTZLER, E., HANZLIK, M., WINKLHOFFER, M., FLEISSNER, G., PETERSEN, N., WILTSCHKO, W. (2003): Ultrastructural analysis of a putative magnetoreceptor in the beak of homing pigeons. *J. Comp. Neurol.* 458: 350-360.
- GALLAND, P. (1998): Reception of far-ultraviolet light in *Phycomyces*: antagonistic interaction with blue and red light. *Planta* 205: 269-276.
- GALLAND, P., TÖLLE, N. (2003): Light-induced fluorescence changes in *Phycomyces*: evidence for blue light-receptor associated flavo-semiquinones. *Planta* 217: 971-982.
- GIOVANI, B., BYRDIN, M., AHMAD, M., BRETTEL, K. (2003): Light-induced electron transfer in a cryptochrome blue-light photoreceptor. *Nat. Struct. Biol.* 6: 489-490.
- GOLDSMITH, T. H., GRIFFIN, D. R. (1956): Further observations of homing terms. *Biol. Bull.* 111: 235-239.
- GRAJETZKY, B. (2000): Das Rotkehlchen: Zeit und Energiekonflikte-ein Kleinvogel findet Lösungen. Aula Verlag, Wiebelsheim.
- GRIFFIN, D. R., GOLDSMITH, T. H. (1955): Initial flight directions of homing birds. *Biol. Bull.* 108: 264-276.
- GUNDMUNDSSON, G. A., SANDBERG, R. (2000): Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass: orientation experiments during spring migration in Iceland. *J. Exp. Biol.* 203: 3137-3144.
- GÜNTÜRKÜN, O. (1997): Morphological asymmetries of the tectum opticum in the pigeon. *Exp. Brain Res.* 116: 561-566.
- GÜNTÜRKÜN, O. (1997): Avian visual lateralization: a review. *Neuro Report* 8: 3-11.

- GWINNER, E. (1974): Endogenous temporal control of migratory restlessness in warblers. *Naturwissenschaften* 61: 405.
- HANZLIK, M., HEUNEMANN, C., HOLTKAMP-RÖTZLER, E., WINKLHOFFER, M., PETERSEN, N., FLEISSNER, G. (2000): Superparamagnetic magnetite in the upper beak tissue of homing pigeons. *Bio Metals* 13: 325-331.
- HAQUE, R., CHARAUSIA, S. S., WESSEL, J. H., IUVONE, P. M. (2002): Dual regulation of cryptochrome I mRNA expression in chicken retina by light and circadian oscillators. *Neuroreport* 13: 2247–2251.
- HELBIG, A. J. (1991): Dusk orientation of migratory European robins, *Erithacus rubecula*: the role of sun-related directional information. *Anim. Behav.* 41: 313-322.
- HELLMANN, B., GÜNTÜRKÜN, O. (2001): Structural organization of parallel information processing within the tectofugal visual system of the pigeon. *J. Comp. Neurol.* 429: 94-112.
- HOLTKAMP-RÖTZLER, E. (1990): Neurobiologische Untersuchungen am Nervus ophthalmicus des Zebrafinken (*Taeniopygia guttata*) unter besonderer Berücksichtigung seiner Magnetfeldempfindlichkeit. Diplomarbeit, Universität Frankfurt, Frankfurt am Main.
- KEETON, W. T., LARKIN, T. S., WINDSOR, D. M. (1974): Normal fluctuation in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. *J. Comp. Physiol.* 95: 95–103.
- KIRSCHVINK, J. L., , GOULD, J. L. (1981): Biogenic magnetite as a basis for magnetic field detection in animals. *BioSystems* 13: 181-201.
- KIRSCHVINK, J. L., JONES, D. S., MACFADDEN, B. J. (eds) (1985): Magnetite biomineralization and magnetoreception in organisms. Plenum, New York.

- KIRSCHVINK, J. L., DIZON, A. E., WESTPHAL, J. A. (1986): Evidence for stranding for geomagnetic sensitivity in cetaceans. *J. Exp. Biol.* 120: 1-24.
- KLINOWSKA, M. (1988): Cetacean navigation and geomagnetic fields. *J. Navigation* 41: 52-71.
- KRAMER, G. (1949): Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel. In Mayr, E., Schütz, E. (Hrsg.): *Ornithologie als biologische Wissenschaft*. Carl Winter Universitätsverlag, Heidelberg, pp. 269-283.
- KRAMER, G. (1950): Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. *Naturwissenschaften* 37: 377-378.
- KRAMER, G. (1953): Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *J. Ornithol.* 94: 201-219.
- LEASK, M. J. M. (1977): A physicochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons. *Nature* 267: 144-145.
- LIGHT, P., SALMON, M., LOHMANN, K. J. (1993): Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J. Exp. Biol.* 182: 1-10.
- LIN, C., ROBERTSON, D. E., AHMAD, M., RAIBEKAS, A. A., JORNS, M. S., DUTTON, P. L., CASHMORE, A. R. (1995): Association of flavin adenine dinucleotide with the *Arabidopsis* blue-light receptor CRY1. *Science* 269: 968-970.
- LINDAUER, M., MARTIN, H. (1972): Magnetic effects on dancing bees. In: Galler, S. R., Schmidt-Koenig, K., Jacobs, G. J., Belleville, R. E. (eds) *Animal orientation and navigation*. US Government Printing Office, Washington DC, pp. 559-567.

- LOHMANN, K. J. (1991): Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *J. Exp. Biol.* 155: 37–49.
- LOHMANN, K. J., LOHMANN, C. M. F. (1992): Orientation to oceanic waves by green turtle hatchlings. *J. Exp. Biol.* 171: 1–13.
- LOHMANN, K. J., LOHMANN, C. M. F. (1993): A light-independent magnetic compass in the leatherback sea turtle. *Biol. Bull.* 185: 149–151.
- LOHMANN, K. J., LOHMANN, C. M. F. (1994): Detection of magnetic inclination angle by sea turtles: a possible mechanism for determining latitudes. *J. Exp. Biol.* 194: 23–32.
- LOHMANN, K. J., LOHMANN, C. M. F. (1996): Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* 380: 59–61.
- LOHMANN, K. J., CAIN, S. D., DODGE, S. A., LOHMANN, C. M. F. (2001): Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science* 294: 364–366.
- LOHMANN, K. J., LOHMANN, C. M. F., ERHART, L. M., BAGLEY, D. A., SWING, T. (2004): Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature* 428: 909–910.
- MAIER, E. J. (1992): Spectral sensitivitis including the ultraviolet of the passeriform bird *Leiothrix lutea*. *J. Comp. Physiol. A* 170: 709–714.
- MANN, S., SPARKS, N. H. C., WALKER, M. M., KIRSCHVINK, J. L. (1988): Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from Sockeyes salmon, *Oncorhynchus nerka*: implications for magnetoreception. *J. Exp. Biol.* 140: 35–49.
- MARHOLD, S., BURDA, H., WILTSCHKO, W. (1997): A magnetic polarity compass for direction finding in a subterranean mammal. *Naturwissenschaften* 84: 421–423.

- MATTHEWS, G. V. T. (1961): 'Nonsense' orientation in Mallard, *Anas platyrhynchos*, and its relation to experiments on bird navigation. *Ibis* 103a: 211-230.
- MATTHEWS, G. V. T., COOK, W. A. (1982): Further complexities in the fixed 'nonsense' orientations of Mallards. – In: Papi, F. , Wallraff, H. G. (eds). *Avian Navigation*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 283-289.
- MERKEL, F. W., FROMME, H. G. (1958): Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Naturwissenschaften* 45: 499-500.
- MERKEL, F. W., WILTSCHKO, W. (1965): Magnetismus und Richtungsfinden zugunruhiger Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). *Vogelwarte* 23: 71-77.
- MÖLLER, A., GESSON, M., NOLL, C., PHILLIPS, J., WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (2001): Light-dependent magnetoreception in migratory birds previous exposure to red light alters the response to red light. In: *Orientation and navigation—birds, humans and other animals*. Royal Institute of Navigation, Oxford, 6-1–6-6.
- MÖLLER, A., SAGASSER, S., WILTSCHKO, W., SCHIERWATER, B. (2004): Retinal cryptochrome in a migratory passerine bird: a possible transducer for the avian magnetic compass. *Naturwissenschaften* 91: 585–588.
- MOORE, F. R. (1987): Sunset and the orientation behaviour of migrating birds. *Biol. Rev.* 62: 65-86.
- MOURITSEN, H., JANSSEN-BIENHOLD, U., LIEDVOGEL, M., FEENDERS, G., STALLEICKEN, J., DIRKS, P., WEILER, R. (2004): Cryptochromes and neuronal-activity markers colocalize in the retina of migratory birds during magnetic orientation. *Proc Nat Acad Sci USA* 101: 14294–14299.

- MUHEIM, R., BÄCKMAN, J., AKESSON, S. (2002): Magnetic compass orientation in European robins is dependent on both wavelength and intensity of light. *J. Exp. Biol.* 205: 3845–3856.
- MUNRO, U., WILTSCHKO, W. (1993): Magnetic compass orientation in the yellow-faced honeyeater, *Lichenostomus chrysops*, a day migrating bird from Australia. *Behav. Ecol. Socio-biol.* 32: 141-145.
- MUNRO, U., MUNRO, J. A., PHILLIPS, J. B. (1997a): Evidence for a magnetic-based navigational 'map' in birds. *Naturwissenschaften* 84: 26-28.
- MUNRO, U., MUNRO, J. A., PHILLIPS, J. B., WILTSCHKO, W., (1997b): Effect of wavelength of light and pulse magnetization on different magnetoreception systems in a migratory bird. *Austral. J. Zool.* 45: 189-198.
- PÄTZOLD, R. (1995): *Das Rotkehlchen*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- PHILLIPS, J. B. (1986): Two magnetoreceptor pathways in a migratory salamander. *Science* 233: 765-767.
- PHILLIPS, J. B., BORLAND, S. C. (1992b): Wavelength specific effects of light on magnetic compass orientation of the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *Ethol. Ecol. Evol.* 4: 33-42.
- PHILLIPS, J. B., BORLAND, S. C. (1994): Use of a specialized magnetoreception system for homing by the eastern red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. *J. Exp. Biol.* 188: 275–291.
- PHILLIPS, J. B., BORLAND, S. C., FREAKE, M., BRASSART, J., KIRSCHVINK, J. L. (2002b): 'Fixed-axis' magnetic orientation by an amphibian: non-shoreward-directed compass orientation, misdirected homing or positioning a magnetite-based map detector in a consistent alignment relative to the magnetic field? *J. Exp. Biol.* 205: 3903–3914.

- PRESS, F., SIEVER, R. (1995): Allgemeine Geologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford
- PRIOR, H., GÜNTÜRKÜN, O. (2001): Parallel working memory for spatial location and food-related object cues in foraging pigeons: binocular and lateralised monocular performance. *Learn. Memory* 8: 44-51.
- PRIOR, H., WILTSCHKO, R., STAPPUT, K., GÜNTÜRKÜN, O., WILTSCHKO, W. (2001): Orientation and Navigation - Birds, Humans and other Animals. Royal Institute of Navigation, Oxford, 25-1-25-8.
- QUINN, T. P., MERRILL, R. T. , BRANNON, E. L. (1981): Magnetic field detection in sockeye salmon. *J. Exp. Zool.* 217: 137-142.
- RAPPL, R., WILTSCHKO, R., WEINDLER, P., BERTHOLD, P., WILTSCHKO, W. (2000): Orientation behaviour of garden warblers, *Sylvia borin*, under monochromatic light of various wavelengths. *Auk* 117: 256-260.
- RITZ, T., ADEM, S., SCHULTEN, K. (2000): A Model for Vision-Based Magnetoreception in Birds. *Biophys. J.* 78: 707-718.
- RITZ, T., THALAU, P., PHILLIPS, J.B., WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (2004): Resonance effects indicate a radical-pair mechanism for avian magnetic compass. *Nature* 429: 177–180.
- SANCAR, A. (2003): Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors. *Chem Rev* 103: 2203–2237.
- SAUER, E. G. F. (1957): Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). *Z. Tierpsychol.* 14: 29-70.
- SCHMIDT, W., GALLAND, P. (1999): Light-induced absorbance changes in *Phycomyces*: evidence for cryptochrome-associated flavosemiquinones. *Planta* 208: 274-282.

- SCHULTEN, K. , WINDEMUTH, A. (1986): Model for a physiological magnetic compass. In: Maret, G., Boccara, N., Kiepenheuer, J. (Eds): Biophysical effects of steady magnetic fields. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 99-106.
- SEMM, P., BEASON, R. C. (1990): Responses to small magnetic variations by the trigeminal system of the Bobolink. *Brain Res Bull* 25: 735–740.
- SEMM, P., DEMAINE, C. (1986): Neurophysiological properties of magnetic cells in the pigeon's visual system. *J. Comp. Physiol. A* 159: 619–625.
- SEMM, P., NOHR, D., DEMAINE, C., WILTSCHKO, W. (1984): Neural basis of the magnetic compass: interaction of visual, magnetic and vestibular inputs in the pigeon's brain. *J. Comp. Physiol. A* 155: 283–288.
- SHCHERBAKOV, V. P. , WINKLHOFFER, M. (1999): The osmotic magnetometer: a new model for magnetite-based magnetoreceptors in animals. *Europ. Biophys. J.* 28: 380-392.
- SKILES, D. D. (1985): The geomagnetic field: its nature, history, and biological relevance. In: Kirschvink, J. L., Jones, D. S., MacFadden, B. J. (Eds.): *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms*. Plenum Press, New York, London.
- TOMMASI, L., VALLORTIGARA, G. (2001): Encoding of geometric and landmark information in the left and right hemispheres of the avian brain. *Behav. Neurosci.* 115: 602-613.
- ULRICH, C. (1999): Left-hemispheric superiority for visuospatial orientation in homing pigeons. *Behav. Brain. Res.* 104: 167-178.
- VACQUIER, V. (1972): *Geomagnetism in marine geology*. Elsevier, Amsterdam.
- VIGUIER, C. (1882): Les sense de l'orientation et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Rev. Phil. France Etranger* 14: 1-36.

- VON MIDDENDORFF, A. (1859): Die Isepiptesen Russlands. Mem. Acad. Sci. St. Petersburg VI Ser. Tome 8: 1-143.
- WALCOTT, C. (1978): Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeons' vanishing bearings. In: Schmidt-Koenig K, Keeton WT (eds) Animal migration, navigation and homing. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp. 143–151.
- WALCOTT, C., GREEN, R. P. (1974): Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnet field. Science 184:180–182.
- WALCOTT, C. , GOULD, J. L. , KIRSCHVINK, J. L. (1979): Pigeons have magnets. Science 205: 1027-1029.
- WALKER, M. M., DENNIS, T. E., KIRSCHVINK, J. L. (2002): The magnetic sense and its use in long-distance navigation by animals. Curr. Opin. Neurobiol. 12: 735-744.
- WALKER, M. M., DIEBEL, C. E., HAUGH, C. V., PANKHURST, P. M., MONTGOMERY, J. C., GREEN, C. R. (1997): Structure and function of the vertebrate magnetic sense. Nature 390: 371-376.
- WILLIAMS, M. N., WILD, J. M. (2001): Trigeminally innervated iron-containing structures in the beak of homing pigeons and other birds. Brain Res 889: 243–246.
- WILTSCHKO, W. (1968): Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Z. Tierpsychol. 25: 537-558.
- WILTSCHKO, W. (1978): Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In: Schmidt-König K, Keeton WT (eds) Animal migration, navigation and homing. Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp. 302–310.

- WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (1995a): Magnetic orientation in animals. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (1998): Pigeon homing: effect of various wavelengths of light during displacement. *Naturwissenschaften* 85: 164-167.
- WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (1999a): Celestial and magnetic cues in experimental conflict. In *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.* (eds N.J. Adams , R.H. Slotow), pp. 988-1004. Johannesburg: BirdLife South Africa.
- WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (1999b): Orientierungssystem der Vögel-I. Kompassmechanismen. *J.Ornithol.* 140: 1-40.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (1972): Magnetic compass of European Robins. *Science* 176: 62-64.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (1981): Disorientation of inexperienced young pigeons after transportation in total darkness. *Nature* 291: 433–434.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (1995b): Migratory orientation of European robins is affected by the wavelength of light as well as by a magnetic pulse. *J. Comp. Physiol. A* 177: 363-369.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (1999c): The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *J. Comp. Physiol. A* 184: 295-299.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (2001): Light-dependent magnetoreception in birds: the behaviour of European robins, *Erithacus rubecula*, under monochromatic light of various wavelengths and intensities. *J. Exp. Biol.* 204: 3295-3302.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (2002): Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Naturwissenschaften* 89: 445– 452.

- WILTSCHKO, R., RITZ, T., STAPPUT, K., THALAU, P., WILTSCHKO, W. (2005): Two different types of light-dependent responses to magnetic fields in birds. *Curr. Biol.* 15: 1518-1523.
- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., FORD, H., WILTSCHKO, R. (1993a): Magnetic inclination compass: a basis for the migratory orientation of birds in the northern and southern hemisphere. *Experientia* 49: 167-170.
- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., FORD, H., WILTSCHKO, R. (1993b): Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds. *Nature* 364: 525–527.
- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., BEASON, R. C., FORD, H., WILTSCHKO, R. (1994): A magnetic pulse leads to a temporary deflection in the orientation of migratory birds. *Experientia* 50: 697–700.
- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., FORD, H., WILTSCHKO, R. (1998): Effect of a magnetic pulse on the orientation of Silvereyes, *Zosterops lateralis*, during spring migration. *J Exp Biol* 201: 3257–3261.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R., MUNRO, U. (2000a): Light-dependent magnetoreception in birds: does directional information change with light intensity? *Naturwissenschaften* 87: 36-40.
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R., MUNRO, U. (2000b): Light-dependent magnetoreception in birds: the effect of intensity of 565-nm green light. *Naturwissenschaften* 87: 366–369.
- WILTSCHKO, W., TRAUDT, J., GÜNTÜRKÜN, O., PRIOR, H., WILTSCHKO, R. (2002a): Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature* 419: 467–470.
- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., WILTSCHKO, W., KIRSCHVINK, J. L. (2002b): Magnetite-based magnetoreception in birds: the effect of a biasing field and a pulse on migratory behavior. *J Exp Biol* 205: 3031–3037.

- WILTSCHKO, W., MUNRO, U., FORD, H., WILTSCHKO, R. (2003): Magnetic orientation in birds: non-compass responses under monochromatic light of increased intensity. *Proc R Soc Lond B* 270: 2133–2140.
- WILTSCHKO, W., MÖLLER, A., GESSON, M., NOLL, C., WILTSCHKO, R. (2004a): Light-dependent magnetoreception in birds analysis of the behaviour under red light after pre-exposure to red light. *J. Exp. Biol.* 207: 1193–1202.
- WILTSCHKO, W., GESSON, M., STAPPUT, K., WILTSCHKO, R. (2004b): Lightdependent magnetoreception in birds: interaction of at least two different receptors. *Naturwissenschaften* 91: 130–134.
- WILTSCHKO, W., STAPPUT, K., THALAU, P., WILTSCHKO, R. (2006): Avian magnetic compass: Fast adjustment to intensities outside the normal functional window. *Naturwissenschaften* 93: 300-304.
- WINKLHOFFER, M., HOLTkamp-RÖTZLER, E., HANZLIK, M., FLEISSNER, G., PETERSEN, N. (2001): Clusters of superparamagnetic magnetite particles in the upper-beak skin of homing pigeons: evidence of a magnetoreceptor? *Europ. J. Mineral.* 13: 659-669.
- YORKE, E. D. (1985): Energetics and sensitivity considerations of ferromagnetic magnetoreceptors. In *Magnetite Biomineralization and Magnetoreception in Organisms: a New Biomagnetism* (eds J. L. Kirschvink, D. S. Jones , B. J. McFadden), pp. 233-242, London: Plenum Press, New York.
- ZINK, G. (1973): *Der Zug europäischer Singvögel*. 1. Lieferung, Radolfzell.
- ZWAHR, A. (1993): *Der Brockhaus*, F.A. Brockhaus, Mannheim.

7. Abbildungsverzeichnis

Abbildung	Seite
Abb. 1.1	Schematische Darstellung des Magnetfelds der Erde. 3
Abb. 1.2	Schematische Darstellung der Funktionsweise des Inklinationskompasses der Vögel. 6
Abb. 1.3	Der Radikalpaarmechanismus. 13
Abb. 1.4	Die von einem Radikalpaarprozess möglicherweise generierten, magnetfeldabhängigen Muster auf der Retina der Vögel. 14
Abb. 1.5	Rotkehlchenorientierung im Frühjahr unter monochromatischen Lichtern unterschiedlicher Wellenlängen. 16
Abb. 1.6	Orientierungsverhalten von vier Vogelarten unter monochromatischem Licht. 17
Abb. 1.7	Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität. 17
Abb. 2.1	Das Rotkehlchen <i>Erithacus rubecula</i> 24
Abb. 2.2	Brutareal von <i>Erithacus rubecula</i> 24
Abb. 2.3	Flügel eines Rotkehlchens 27
Abb. 2.4	Rotkehlchen-Haltungsraum der J. W. Goethe-Universität 28
Abb. 2.5	Versuchshütten auf dem Gelände der J. W. Goethe-Universität 30
Abb. 2.6	Versuchsaufbau für Orientierungsexperimente in Emlentrichern 31
Abb. 2.7	Spektren der verwendeten LEDs 32
Abb. 2.8	Ansicht auf ein Rotkehlchen mit Brille. 42
Abb. 2.9	TippEx-Papier auf dem Leuchttisch. 42
Abb. 2.10	Übertrag der ausgezählten Kratzer auf ein Datenblatt mit 24 Sektoren 43
Abb. 3.1	Überprüfung des Verhaltens unter TY auf einen Inklinationskompass 47
Abb. 3.2	Wirkung eines Hochfrequenzfeldes und Oberschnabelbetäubung auf das Richtungsverhalten unter TY im Frühjahr 47
Abb. 3.3	Übersicht über die Orientierung von Rotkehlchen unter Mischlichtbedingungen 49
Abb. 3.4	Orientierungsverhalten unter GY halber Intensität im Herbst und im Frühjahr 50
Abb. 3.5	Orientierungsverhalten im Herbst und im Frühjahr unter RG 51
Abb. 3.6	Orientierungsverhalten im Herbst und im Frühjahr unter RB 51

Abb.3.7	Orientierung unter grünem Licht aufsteigender Intensität im Frühjahr	53
Abb. 3.8	Orientierung unter blauem Licht aufsteigender Intensität im Frühjahr	54
Abb. 3.9	Übersicht Orientierung von Rotkehlchen unter kurzwelligen, monochromatischen Lichtern aufsteigender Intensitäten	55
Abb. 3.10	Orientierung unter Türkis in einem Hochfrequenzfeld	57
Abb. 3.11	Übersicht Orientierung von Rotkehlchen unter türkisem Licht niedriger und hoher Intensität	58
Abb. 3.12	Orientierung im Herbst und im Frühjahr nach Adaptation mit gelbem Licht	58
Abb. 3.13	Überprüfung auf einen Inklinationskompass in Dunkelheit	59
Abb. 3.14	Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und niedrig intensivem Rot	60
Abb. 3.15	Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und Weisslicht nach Oberschnabelbetäubung	61
Abb. 3.16	Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und grünem Licht nach Oberschnabelbetäubung	62
Abb. 3.17	Orientierung von brillentragenden Rotkehlchen im Weisslicht	63

8. Tabellenverzeichnis

Tabelle	Seite
Tab. 2.1 Versuchsbedingungen Herbst 2003	34
Tab. 2.2 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2004	35
Tab. 2.3 Versuchsbedingungen Herbst 2004	37
Tab. 2.4 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2005	39
Tab. 2.5 Versuchsbedingungen Herbst 2005	40
Tab. 2.7 Versuchsbedingungen Vorfrühjahr 2006	41
Tab. 3.1 Orientierung von Rotkehlchen unter der Mischlichtbedingung TY	48
Tab. 3.2 Orientierung von Rotkehlchen unter der Mischlichtbedingung GY _{1/2}	50
Tab.3.3 Orientierung von Rotkehlchen unter den Mischlichtbedingungen RG und RB	52
Tab. 3.4 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität	53
Tab. 3.5 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität unter Berücksichtigung axialen Verhaltens	53
Tab. 3.6 Orientierung von Rotkehlchen unter blauem Licht aufsteigender Intensität	54
Tab. 3.7 Orientierung von Rotkehlchen unter grünem Licht aufsteigender Intensität unter Berücksichtigung axialen Verhaltens	54
Tab. 3.8 Orientierung von Rotkehlchen unter türkisem Licht	57
Tab. 3.9 Orientierung von Rotkehlchen nach Adaptation mit gelbem Licht	58
Tab. 3.10 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit	59
Tab. 3.11 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und niedrig intensivem Rot	60
Tab. 3.12 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und Weisslicht nach Oberschnabelbetäubung	61
Tab. 3.13 Orientierung von Rotkehlchen in absoluter Dunkelheit und grünem Licht nach Oberschnabelbetäubung	62
Tab. 3.14 Orientierung von brillentragenden Rotkehlchen im Weisslicht	63

9. Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. Wiltshko für die Bereitstellung des Themas, die Betreuung und für viele Anregungen und interessante Gespräche. Ebenso seiner Frau, PD Dr. Wiltshko.

Besonderer Dank gebührt allen Praktikanten, die mir in der Experimentalphase geholfen haben die Versuche durchzuführen und die Rotkehlchen zu versorgen. Ebenso bedanke ich mich dafür auch bei meinen Kollegen und Kolleginnen des Arbeitskreises Physiologie und Ökologie des Verhaltens (PÖV).

Ein herzlicher Dank geht auch an Herrn Prof. Dr. Galland, Herrn Prof. Dr. Bischof, Herrn Prof. Dr. Ritz und an Herrn Dr. Joe Voss, die mir durch angeregte Diskussionen ganz neue Horizonte eröffnet haben.

Bei Gisela Schmiedeskamp möchte ich mich dafür bedanken, dass sie mich so gut und geduldig eingearbeitet hat und bei Hajo Hamann für die Herstellung und Reparatur technischer Gerätschaften.

Timo Drick möchte ich ganz herzlich für die Zurverfügungstellung eines Programmes danken, was mir viel Zeit bei der statistischen Auswertung der Daten gespart hat.

Nora Brede möchte ich besonders für ihre kritischen Anmerkungen zu dieser Arbeit danken, aber auch dafür völlig unbürokratisch den Kampf mit meiner Kommasetzung aufgenommen zu haben.

Susanne Rausch und meiner Mutter möchte ich danken für ihren akribischen Einsatz und die tolle Unterstützung auf der Zielgeraden und Susi natürlich für das wunderschöne Bild.

Meinen Eltern und allen meinen Freunden möchte ich danken für die immerwährende Unterstützung und Motivation im Laufe dieser Arbeit.

Vielen, vielen Dank euch allen!!!!!!!!!!

Vor allem, dass ihr meine Launen ertragen habt, wenn ich gestresst war.

10. Anhang

Richtungen Rotkehlchen, Frankfurt Herbst 2003

G (565 nm Grün, 2.1 mW/m², im Erdmagnetfeld)

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4	α	r
11	225°	- /188°	-		207°	0.95
15	27°	- / 216°	244°		251°	0.36
20	180°	144°	210°		178°	0.89
21	207°	263°	140°		204°	0.65
22	130°	186°	179°		166°	0.91
23	185°	173°	169°		176°	0.99
29	153°	200°	236°		197°	0.83
32	242°	169°	202°		204°	0.87
33	244°	184°	196°		207°	0.90
38	243°	144°	195°		194°	0.77
39	204°	225°	225°		218°	0.99
40	183°	252°	167°	133°	181°	0.74
41	97°	184°	301°		174°	0.20
42	185°	193°	149°		176°	0.95
43	258°	164°	169°		193°	0.74
44	175°	- /152°	31°		134°	0.49
	195°. 0.64***	188°. 0.84***	194°. 0.66***	133°	191°, 0.91***	0.85

TY (502 nm Türkis, 2.4 mW/m² und 590 nm Gelb, 2.0 mW/m², im Erdmagnetfeld)

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
11	- / - / 22°			22°	(1.00)
15	316°	100°	21°	24°	0.54
20	151°	101°	81°	110°	0.87
21	268°	50°	150°	134°	0.12
22	318°	- / - / 170°	339°	309°	0.37
23	54°	191°	- / 25°	64°	0.39
29	256°	- / -		256°	(1.00)
32	- / 248°	180°	49°	193°	0.25
33	207°	9°	183°	201°	0.32
38	243°	8°	183°	240°	0.31
39	192°	73°	72°	103°	0.58
40	55°	91°	93°	80°	0.95
41	186°	310°	189°	217°	0.56
42	59°	62°	- / 32°	51°	0.97
43	26°	276°	224°	283°	0.43
44	340°	141°	6°	19°	0.41
	293°, 0.17 ^{n.s.}	90°, 0.34 ^{n.s.}	75°, 0.32 ^{n.s.}	84°, 0.10^{n.s.}	0.42

RG (645 nm Rot, 1.8 mW/m², und 565 nm Grün, 2.1 mW/m², im Erdmagnetfeld)

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
11	251°	- / 99°		175°	0.24
15	256°	81°	46°	50°	0.32
20	63°	183°	142°	133°	0.66
21	118°	257°	270°	238°	0.43
22	62°	156°	323°	63°	0.26
23	102°	120°	258°	137°	0.42
29	105°	29°	205°	106°	0.36
32	252°	188°	189°	209°	0.87
33	217°	245°	6°	261°	0.47
38	39°	164°	77°	89°	0.63
39	153°	83°	67°	99°	0.80
40	221°	- / - / 225°	222°	223°	1.00
41	355°	316°	- / 240°	306°	0.68
42	199°	131°	198°	177°	0.85
43	62°	190°	129°	128°	0.63
44	137°	322°	194°	191°	0.31
	135°, 0.24 ^{n.s.}	163°, 0.32 ^{n.s.}	198°, 0.25 ^{n.s.}	154°, 0.42^{n.s.}	0.55

R1 (645 nm Rot, 1.0 mW/m², im Erdmagnetfeld)

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4	Test 5	α	r
11	161°	- / - / - / 11°				86°	0.26
15	339°	- / 321°	35°	199°		335°	0.44
20	84°	104°	78°	187°	81°	101°	0.78
21	117°	235°	273°	269°	34°	263°	0.28
22	171°	(-)99°	14°	176°		129°	0.47
23	285°	286°	123°			269°	0.36
29	96°	119°	271°			123°	0.35
32	80°	261°	96°			95°	0.33
33	142°	336°	295°			308°	0.30
38	244°	86°	142°			148°	0.45
39	299°	120°	135°			136°	0.33
40	98°	- / - / - 263°				181°	0.13
41	199°	36°	307°			311°	0.24
42	266°	323°	74°			328°	0.40
43	64°	152°	274°	288°	57°	28°	0.11
44	88°	- / 150°				119°	0.86
	125°, 0.26 ^{n.s.}	58°, 0.08 ^{n.s.}	43°, 0.14 ^{n.s.}	221°, 0.70 ^{n.s.}	57°, 0.94	104°, 0.17^{n.s.}	0.34

Richtungen Rotkehlchen, Vorfrühjahr 2004

G 565 nm Grün, 2.1 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	21°	45°	36°	34°	0.99
6	26°	18°	9°	18°	0.99
11	14°	20°	359°	11°	0.99
15	219°	53°	126°	128°	0.41
20	356°	14°	169°	20°	0.35
38	327°	9°	5°	354°	0.95
39	61°	324°	355°	5°	0.77
40	39°	29°	360°	23°	0.96
41	47°	339°	186°	23°	0.23
42	352°	59°	47°	34°	0.87
43	147°	22°	14°	48°	0.52
50	311°	14°	15°	354°	0.87
	14°, 0.57*	19°, 0.90***	26°, 0.54*	24°, 0.86***	0.87

B 424 nm Blau, 2.8 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	42°	16°	17°	25°	0.98
6	317°	28°	12°	360°	0.86
11	53°	15°	42°	37°	0.96
15	19°	324°	4°	356°	0.92
20	343°	13°	32°	9°	0.94
38	235°	191°	352°	244°	0.43
39	13°	59°	2°	24°	0.91
40	3°	43°	32°	26°	0.96
41	274°	311°	5°	316°	0.80
42	301°	331°	26°	338°	0.82
43	7°	20°	239°	344°	0.49
50	4°	49°	353°	15°	0.91
N = 12	350°, 0.67**	13°, 0.68**	10°, 0.82***	360°, 0.80***	0.91

TY 502 nm Türkis, 2.4 mW/m² u. 580 nm Gelb, 2.0 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	101°	96°	187°	125°	0.75
6	141°	158°	134°	144°	0.98
11	321°	201°	163°	212°	0.44
15	119°	138°	127°	128°	0.99
20	118°	73°	56°	82°	0.90
38	157°	62°	335°	62°	0.32
39	97°	100°	243°	125°	0.44
40	39°	147°	115°	103°	0.71
41	218°	175°	102°	167°	0.68
42	133°	187°	142°	154°	0.92
43	92°	96°	95°	94°	1.00
50	240°	110°	99°	133°	0.49
N = 12	124°, 0.50*	128°, 0.73***	124°, 0.57*	126°, 0.80***	med = 0.73

B13 424 nm Blau, 13.3 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	57°	133°	341°	57°	0.49
6	34°	168°	170°	140°	0.49
11	173°	82°	198°	156°	0.66
15	291°	206°	179°	221°	0.68
20	133°	186°	221°	181°	0.81
38	133°	209°	305°	210°	0.38
39	175°	154°	336°	173°	0.33
40	115°	17°	217°	114°	0.22
41	280°	189°	117°	191°	0.43
42	324°	167°	237°	239°	0.47
43	73°	192°	174°	153°	0.63
50	291°	56°	43°	19°	0.58
N = 12	105°, 0.13 ^{ns}	161°, 0.58*	212°, 0.33 ^{ns}	167°, 0.56*	0.49

B20 424 nm Blau, 19.6 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	165°	20°	20°	46°	0.44
6	314°	105°	174°	148°	0.22
11	25°	- / 199°	159°	155°	0.36
15	168°	186°	174°	176°	0.99
20	107°	3°	315°	12°	0.48
38	98°	146°	104°	116°	0.93
39	330°	6°	192°	326°	0.36
40	56°	107°	185°	113°	0.62
41	257°	40°	199°	238°	0.26
42	324°	16°	194°	325°	0.32
43	259°	53°	146°	138°	0.19
50	31°	93°	123°	84°	0.79
N = 12	12°, 0.12 ^{ns}	70°, 0.47 ^{ns}	166°, 0.58*	112°, 0.31^{ns}	0.40

B27 424 nm Blau, 26.7 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	49°	52°	24°	42°	0.98
6	141°	317°	142°	146°	0.34
11	198°	95°	222°	179°	0.59
15	130°	41°	191°	125°	0.50
20	13°	180°	354°	7°	0.33
38	26°	310°	17°	359°	0.83
39	214°	19°	107°	104°	0.25
40	17°	136°	25°	51°	0.60
41	187°	316°	165°	204°	0.45
42	183°	359°	259°	260°	0.36
43	51°	10°	211°	30°	0.29
50	193°	325°	139°	189°	0.31
N = 12	128°, 0.28 ^{ns}	9°, 0.46 ^{ns}	148°, 0.18 ^{ns}	100°, 0.24^{ns}	0.40

TY-V 502 nm Türkis, 2.4 mW/m² u. 580 nm Gelb, 2.0 mW/m², Vertikalkomponente invertiert

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	127°	138°	113°	126°	0.98
6	99°	132°	360°	84°	0.58
11	128°	170°	142°	147°	0.95
15	179°	28°	216°	186°	0.31
20	110°	169°	346°	112°	0.32
38	43°	90°	174°	98°	0.60
39	62°	103°	127°	98°	0.89
40	119°	100°	202°	137°	0.72
41	180°	129°	270°	188°	0.55
42	98°	203°	139°	145°	0.74
43	113°	142°	149°	135°	0.96
50	- / 85°	129°	124°	113°	0.94
N = 12	111°, 0.79***	130°, 0.76***	155°, 0.43 ^{ns}	130°, 0.86***	0.73

TY-H 502 nm Türkis, 2.4 mW/m² u. 580 nm Gelb, 2.0 mW/m², mN = 180°

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	360°	282°	291°	309°	0.82
6	293°	326°	325°	315°	0.96
11	345°	305°	110°	353°	0.40
15	356°	12°	312°	347°	0.90
20	316°	282°	348°	315°	0.89
38	25°	357°	279°	343°	0.72
39	313°	230°	90°	275°	0.17
40	327°	308°	155°	301°	0.35
41	266°	78°	147°	143°	0.29
42	112°	240°	300°	245°	0.30
43	217°	314°	312°	285°	0.71
50	327°	300°	200°	283°	0.60
N = 12	327°, 0.61**	307°, 0.65**	294°, 0.23 ^{ns}	305°, 0.70**	0.66

TYHFB 502 nm Türkis, 2.4 mW/m² u. 580 nm Gelb, 2.0 mW/m², Erdfeld+Breitband-HF-Feld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
1	121°	95°	112°	109°	0.98
6	18°	144°	127°	105°	0.59
11	114°	157°	- / 128°	133°	0.95
15	78°	59°	340°	42°	0.74
20	108°	149°	104°	120°	0.94
38	169°	186°	127°	161°	0.91
39	19°	306°	329°	337°	0.86
40	148°	- / - / 147°	121°	139°	0.98
41	291°	232°	65°	281°	0.28
42	17°	149°	135°	112°	0.54
43	91°	125°	267°	128°	0.35
50	122°	- / 140°	144°	135°	0.99
N = 12	92°, 0.52*	146°, 0.62**	113°, 0.50*	118°, 0.50*	0.89

T 502 nm Türkis, 2.4 mW/m², Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
2	49°	12°	346°	15°	0.90
3	35°	62°	14°	37°	0.94
4	13°	78°	19°	36°	0.87
21	217°	9°	322°	313°	0.48
22	7°	39°	331°	6°	0.89
23	35°	24°	40°	33°	0.99
29	21°	8°	41°	23°	0.97
32	342°	311°	354°	336°	0.95
33	358°	135°	60°	63°	0.58
44	12°	343°	358°	358°	0.98
45	215°	341°	199°	236°	0.49
47	352°	339°	318°	336°	0.97
N = 12	9°, 0.63**	16°, 0.70**	2°, 0.70**	6°, 0.73***	0.92

THFB 502 nm Türkis, 2.4 mW/m², Erdfeld + Breitband HF-Feld (0.1-10 MHz), senkrecht

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_m	r_m
2	229°	260°	- / 308°	265°	0.85
3	- / 189°	110°	164°	155°	0.84
4	81°	165°	277°	160°	0.24
21	276°	180°	3°	276°	0.32
22	354°	201°	198°	221°	0.39
23	84°	291°	24°	19°	0.48
29	32°	84°	360°	38°	0.83
32	- / 188°	157°	- / 56°	141°	0.58
33	49°	41°	248°	25°	0.38
44	154°	164°	335°	163°	0.33
45	144°	330°	47°	48°	0.37
47	291°	294°	177°	263°	0.60
	133°, 0.14 ^{ns}	184°, 0.23 ^{ns}	337°, 0.23 ^{ns}	172°, 0.10^{ns}	0.44

RG 645 nm Rot, 2.0 mW/m² + 565 nm Grün, 2.1 mW/m², Erdfeld Erdfeld

Vogel	Test 1		Vogel	Test 1
2	--		1	115°
3	169°		6	119°
4	115°		11	135°
21	176°		15	247°
22	163°		20	112°
23	120°		38	58°
29	146°		39	256°
32	140°		40	11°
33	81°		41	147°
44	184°		42	26°
45	16°		43	280°
47	164°		50	3°
N = 11	142°, 0.73**		N = 12	87°, 0.22^{ns}
alle:	N = 23:	129°, 0.43*		

Mittelrichtungen Rotkehlchen, Frankfurt Herbst 2004

G 565 nm Grün, 1.9 mW/m² im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	267	211	140	207°	0.63
2	182	167	165	171°	0.99
3	204	188	170	187°	0.97
4	256	226	173	219°	0.83
5	197	23	234	229°	0.32
6	131	171	171	158°	0.95
8	12	233	199	238°	0.36
10	181	210	178	190°	0.97
11	184	151	187	174°	0.96
12	168	219	206	198°	0.93
16	359	223	-, 146	194°	0.19
20	187	166	317	205°	0.45
22	134	189	31	127°	0.45
23	57	191	165	147°	0.56
24	174	172	171	172°	1.00
25	134	180	192	169°	0.91
N = 16	175°, 0.48*	192°, 0.79***	179°, 0.71***	187°, 0.88***	0.87

B14 424nm Blau, 14.0 mW/m² im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	86	249	164	165°	0.43
2	234	242	249	242°	0.99
3	254	290	57	300°	0.41
4	100	324	286	328°	0.36
5	316	166	192	208°	0.47
6	88	278	109	99°	0.32
8	111	308	221	226°	0.24
10	109	77	287	79°	0.33
11	126	82	117	109°	0.95
12	277	126	83	113°	0.29
16	112	47	275	59°	0.26
20	262	272	236	257°	0.97
22	114	321	150	122°	0.31
23	191	101	183	161°	0.76
24	274	243	149	228°	0.62
25	77	66	191	102°	0.58
N = 16	136°, 0.26 ^{n.s.}	300°, 0.14 ^{n.s.}	187°, 0.43*	156°, 0.30^{n.s.}	0.42

R1 645 nm Rot, 1.0 mW/m⁻², Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	263	298	217	260°	0.84
2	95	328	279	330°	0.35
3	278	336	273	295°	0.88
4	291	290	250	277°	0.95
5	280	160	52	136°	0.07
6	326	31	258	325°	0.60
8	289	279	258	275°	0.97
10	238	54	238	242°	0.33
11	311	145	277	268°	0.39
12	249	262	353	284°	0.70
16	248	238	263	250°	0.98
20	255	269	300	275°	0.95
22	339	244	296	293°	0.78
23	310	345	203	296°	0.52
24	288	258	253	266°	0.96
25	322	274	283	293°	0.93
N = 16	287°, 0.75***	286°, 0.49*	268°, 0.73***	279°, 0.81***	0.81

RB 645 nm Rot, 1.7 mW/m-2 und 424 nm Blau, 3.64 mW/m-2, Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	180	338	203	218°	0.42
2	165	193	126	162°	0.89
3	172	193	181	182°	0.99
4	156	221	120	164°	0.75
5	339	158	258	258°	0.33
6	78	212	200	176°	0.53
8	144	112	197	150°	0.82
10	148	178	145	157°	0.97
11	172	133	32	120°	0.54
12	164	168	186	173°	0.99
16	124	143	161	143°	0.97
20	137	207	230	193°	0.78
22	171	114	112	132°	0.89
23	176	164	303	199°	0.50
24	171	226	168	188°	0.89
25	120	190	209	175°	0.79
N = 16	153°, 0.78***	176, 0.71***	180°, 0.58**	173°, 0.85***	0.81

YpeY (=YAY) 590 nm Gelb, 1,8 mW/m², nach 1 h Präexposition bei Gelb

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	130	163	40	116°	0.63
2	236	355	180	238°	0.36
3	217	134	186	180°	0.83
4	102	355	356	25°	0.66
5	224	207	160	198°	0.89
6	114	237	102	138°	0.52
8	5	182	-, 181	178°	0.33
10	276	235	147	224°	0.61
11	188	213	204	202°	0.98
12	-, 254	58	246	262°	0.35
16	214	199	161	192°	0.93
20	256	166	187	201°	0.79
22	106	243	187	182°	0.57
23	241	140	226	206°	0.72
24	200	11	193	202°	0.34
25	201	144	206	185°	0.88
N = 16	207°, 0.50*	185°, 0.37 ^{n.s.}	182°, 0.63**	193°, 0.72***	0.64

D Dunkel; Versuche in völliger Finsternis im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4	Test 5	Test 6	Test 7	α	r
26	265	22	77	356	227	150	309	328°	0.19 ^{n.s.}
29	348	280	-, 344	-, 308	317			320°	0.91 **
30	214	8	276	127	306	253	314	282°	0.45 ^{n.s.}
31	205	332	314	130	90	6	121	66°	0.18 ^{n.s.}
33	266	301	105	226	75	297	336	300°	0.32 ^{n.s.}
34	249	72	315	86	53	239		17°	0.14 ^{n.s.}
37	89	140	87	29	84	255	101	92°	0.59 ^{n.s.}
38	67	249	324	315	203	253	345	294°	0.45 ^{n.s.}
N = 8	249°	337°	354°	13°	59°	259°	353°	337° ,	0.39
	0.30 ^{n.s.}	0.36 ^{n.s.}	0.41 ^{n.s.}	0.15 ^{n.s.}	0.17 ^{n.s.}	0.58 ^{n.s.}	0.42 ^{n.s.}	0.55^{n.s.}	

Richtungen Rotkehlchen, Vorfrühjahr 2005

G2.7 = 565 nm Grün, 2.7 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	16°	349°	289°	339°	0.81
2	(-)34°	354°	340°	2°	0.92
3	18°	212°	350°	340°	0.39
12	11°	165°	26°	44°	0.42
16	18°	23°	18°	20°	1.00
20	335°	51°	16°	14°	0.86
22	58°	158°	62°	88°	0.70
23	21°	26°	357°	15°	0.98
24	340°	7°	12°	360°	0.97
30	357°	12°	43°	17°	0.94
31	251°	343°	110°	314°	0.14
33	25°	3°	14°	14°	0.99
N = 12	9°, 0.81***	15°, 0.48 ^{n.s.}	16°, 0.77***	9°, 0.86***	0.89

G12.7 = 565 nm Grün, 12.7 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	82°	216°	227°	194°	0.46
2	207°	60°	276°	244°	0.22
3	346°	192°	75°	64°	0.19
12	266°	285°	175°	247°	0.68
16	9°	133°	53°	62°	0.64
20	235°	177°	268°	228°	0.80
22	15°	248°	246°	277°	0.53
23	18°	123°	123°	94°	0.66
24	278°	254°	10°	296°	0.66
30	171°	270°	253°	235°	0.74
31	48°	347°	317°	356°	0.79
33	137°	179°	105°	140°	0.86
N = 12	352°, 0.13 ^{n.s.}	211°, 0.38 ^{n.s.}	250°, 0.13 ^{n.s.}	237°, 0.22^{n.s.}	0.66

G19.3 = 565 nm Grün, 19.3 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	4°	208°	92°	82°	0.20
2	358°	257°	268°	290°	0.71
3	76°	73°	77°	75°	1.00
12	153°	95°	311°	115°	0.26
16	142°	83°	203°	143°	0.67
20	276°	97°	86°	87°	0.33
22	65°	88°	242°	91°	0.34
23	113°	64°	282°	73°	0.29
24	244°	224°	340°	264°	0.65
30	249°	105°	146°	158°	0.52
31	152°	294°	83°	123°	0.22
33	117°	81°	256°	121°	0.35
N = 12	121°, 0.24 ^{n.s.}	100°, 0.40 ^{n.s.}	249°, 0.07 ^{n.s.}	109°, 0.58*	0.35

G25.5 = 565 nm Grün, 25.5 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	163°	227°	306°	230°	0.54
2	197°	18°	32°	33°	0.33
3	360°	171°	348°	357°	0.33
12	356°	165°	(-)136°	128°	0.37
16	34°	17°	220°	12°	0.35
20	193°	17°	42°	45°	0.34
22	342°	196°	204°	227°	0.45
23	46°	27°	204°	49°	0.34
24	36°	125°	278°	48°	0.19
30	177°	91°	295°	166°	0.20
31	21°	25°	238°	357°	0.44
33	2°	204°	175°	197°	0.32
N = 12	27°, 0.31 ^{n.s.}	100°, 0.22 ^{n.s.}	251°, 0.29 ^{n.s.}	47°, 0.24^{n.s.}	0.34

RB = 645 nm Rot, 1.7 mW/m², plus 424 nm Blau, 3.6 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	304°	187°	319°	281°	0.55
2	159°	5°	156°	135°	0.40
3	243°	141°	278°	229°	0.55
12	126°	169°	200°	165°	0.86
16	281°	201°	(-,)286°	259°	0.78
20	115°	358°	13°	35°	0.63
22	93°	211°	215°	183°	0.58
23	129°	48°	175°	121°	0.62
24	136°	152°	244°	173°	0.69
30	241°	187°	40°	206°	0.26
31	163°	197°	176°	179°	0.97
33	152°	70°	129°	118°	0.83
N = 12	162°, 0.47 ^{n.s.}	160°, 0.39 ^{n.s.}	218°, 0.30 ^{n.s.}	178°, 0.53*	0.63

YpeY = 590 nm Gelb, 1.8 mW/m², nach 2 h Präexposition bei gelbem Licht, Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	36°	13°	43°	31°	0.98
2	354°	46°	11°	17°	0.93
3	7°	51°	12°	23°	0.94
12	18°	21°	24°	21°	1.00
16	32°	35°	17°	28°	0.99
20	221°	(-)8°	180°	214°	0.31
22	315°	48°	46°	20°	0.73
23	38°	51°	16°	35°	0.97
24	8°	338°	22°	3°	0.95
30	11°	71°	339°	19°	0.79
31	128°	129°	178°	145°	0.92
33	12°	356°	30°	13°	0.97
N = 12	15°, 0.66**	35°, 0.81***	26°, 0.64**	25°, 0.70***	0.95

D = Tests in völliger Finsternis im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	337°	320°	4°	357°	0.97
2	297°	36°	289°	322°	0.67
3	274°	246°	273°	264°	0.97
12	310°	264°	267°	280°	0.93
16	260°	336°	279°	291°	0.85
20	274°	(-)24°	288°	310°	0.67
22	135°	299°	(-)291°	277°	0.37
23	315°	193°	261°	258°	0.66
24	299°	303°	305°	302°	1.00
30	74°	352°	8°	23°	0.82
31	281°	302°	210°	266°	0.78
33	322°	307°	323°	317°	0.99
N = 12	300°, 0.63**	317°, 0.60**	292°, 0.77***	300°, 0.81***	0.83

D-H = Tests in völliger Finsternis, Horizontalkomponente umgekehrt

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	134°	110°	101°	115°	0.97
2	96°	116°	86°	99°	0.98
3	174°	138°	111°	141°	0.90
12	193°	60°	60°	89°	0.50
16	105°	154°	137°	132°	0.94
20	117°	126°	84°	109°	0.95
22	138°	145°	106°	130°	0.96
23	142°	149°	106°	133°	0.95
24	132°	191°	183°	169°	0.90
30	148°	102°	123°	124°	0.95
31	236°	129°	99°	145°	0.55
33	156°	84°	96°	111°	0.85
N = 12	145°, 0.81***	126°, 0.85***	106°, 0.88***	125°, 0.94***	0.94

D-V = Tests in völliger Finsternis, Vertikalkomponente umgekehrt

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
1	307°	343°	355°	335°	0.94
2	261°	320°	3°	316°	0.75
3	292°	315°	259°	289°	0.92
12	357°	273°	(--)-241°	286°	0.67
16	1°	279°	349°	331°	0.81
20	299°	311°	243°	285°	0.87
22	279°	284°	282°	282°	1.00
23	312°	122°	312°	322°	0.34
24	7°	298°	316°	326°	0.87
30	309°	309°	350°	322°	0.94
31	289°	308°	250°	283°	0.91
33	165°	301°	142°	179°	0.41
N = 12	307°, 0.70***	304°, 0.78***	299°, 0.56*	302°, 0.81***	0.87

Mittelrichtungen Rotkehlchen Herbst 2005

G 565 nm Grün, 1.9 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	117°	204°	230°	188°	0.68
32	123°	183°	194°	168°	0.86
33	216°	222°	262°	233°	0.94
5	201°	228°	213°	214°	0.98
6	179°	191°	154°	175°	0.96
8	349°	236°	81°	357°	0.19
10	230°	171°	156°	185°	0.85
16	135°	197°	170°	167°	0.90
20	37°	275°	153°	95°	0.02
22	299°	(-)209°	(-)255°	254°	0.80
23	104°	(-)208°	227°	187°	0.61
24	(-)168°	214°	141°	174°	0.87
25	157°	309°	158°	181°	0.41
26	104°	213°	328°	204°	0.08
29	124°	213°	198°	181°	0.78
30	195°	(-)190°	358°	206°	0.35
N = 16	153°, 0.47*	214°, 0.85***	192, 0.50*	190°, 0.73***	0.79

GY1/2 565 nm Grün, 0.95 mW/m² u. 590 nm Gelb, 0.90 mW/m², im Erdfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	(-)185°	157°	(-)273°	200°	0.66
32	61°	19°	337°	19°	0.83
33	25°	154°	272°	287°	0.05
5	331°	275°	9°	326°	0.79
6	187°	281°	359°	280°	0.38
8	241°	(-)3°	38°	351°	0.44
10	233°	(-, -)354°	19°	337°	0.49
16	145°	(-)1°	1°	27°	0.44
20	277°	13°	95°	13°	0.34
22	203°	174°	175°	184°	0.97
23	(-)231°	(-)309°	6°	304°	0.59
24	282°	225°	(-)174°	227°	0.72
25	26°	12°	1°	13°	0.98
26	241°	342°	358°	320°	0.64
29	8°	321°	146°	4°	0.31
30	341°	26°	86°	30°	0.74
N = 16	263°, 0.27 ^{n.s}	339°, 0.27 ^{n.s}	15°, 0.38 ^{n.s}	333°, 0.53**	0.61

R1 645 nm Rot, 0.95 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	(-, -, -)				
32	277°	330°	343°	317°	0.88
33	276°	236°	43°	284°	0.39
5	326°	205°	69°	350°	0.10
6	8°	209°	274°	278°	0.45
8	290°	57°	157°	97°	0.10
10	265°	(-, -)26°	(-, -)	326°	0.49
16	317°	(-)166°	317°	294°	0.41
20	172°	323°	333°	307°	0.38
22	274°	(-, -)205°	(-)	240°	0.82
23	286°	(-)351°	339°	326°	0.88
24	336°	224°	235°	259°	0.65
25	307°	291°	277°	292°	0.98
26	235°	274°	286°	265°	0.93
29	207°	195°	294°	228°	0.73
30	280°	263°	259°	267°	0.99
N = 15	284°, 0.71***	255°, 0.40 ^{n.s.}	305°, 0.51*	289°, 0.72***	0.65

D in völliger Finsternis im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α	r
1	318°	319°	263°	301°	0,90
32	303°	48°	295°	329°	0.64
33	179°	245°	302°	243°	0.65
5	214°	330°	254°	263°	0.68
6	326°	332°	265°	309°	0.87
8	22°	284°	308°	322°	0.75
10	5°	279°	288°	308°	0.79
16	232°	300°	275°	269°	0.88
20	320°	73°	218°	312°	0.14
22	274°	353°	(-)56°	350°	0.55
23	305°	224°	237°	254°	0.82
24	278°	269°	269°	272°	1.00
25	170°	355°	1°	6°	0.34
26	106°	342°	68°	56°	0.63
29	329°	12°	293°	331°	0.85
30	235°	268°	(-)283°	262°	0.94
N = 16	288°, 0.43*	317°, 0.61**	285°, 0.65***	303°, 0.74***	0.77

Dxy in völliger Finsternis im Erdmagnetfeld mit betäubtem Oberschnabel

Vogel	D, Test 1	D, Test 2	D, Test 3	Dxy
1	318°	319°	263°	189°
32	303°	48°	295°	71°
33	179°	245°	302°	68°
5	214°	330°	254°	337°
6	326°	332°	265°	97°
8	22°	284°	308°	103°
16	232°	300°	275°	175°
20	320°	73°	218°	177°
24	278°	269°	269°	178°
25	170°	355°	1°	68°
26	106°	342°	68°	218°
29	329°	12°	293°	314°
30	235°	268°	(-)283°	284°
N = 13	276°, 0.38 ^{n.s.}	324°, 0.63**	288°, 0.62**	136°, 0.23^{n.s.}

W und Wxy, Mittelrichtung

Vogel	W	W xy
2	211°	125°
34	141°	293°
36	205°	141°
37	182°	244°
38	210°	229°
39	166°	136°
41	317°	246°
42	123°	215°
43	202°	235°
44	197°	127°
45	312°	25°
46	180°	262°
47	194°	205°
48	148°	165°
N = 14	190°, 0.67***	203°, 0.49*

Richtungen Rotkehlchen Frühjahr 2006

G 565 nm Grün, 1.9 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	199°	10°	(-)42°	33°	0.31
26	(-)356°	234°	26°	341°	0.46
29	(-)360°	25°	20°	15°	0.98
30	76°	22°	27°	41°	0.91
34	343°	345°	20°	356°	0.96
47	56°	351°	46°	32°	0.88
37	42°	11°	(-)27°	27°	0.98
39	41°	88°	32°	53°	0.91
36	344°	350°	329°	341°	0.99
43	7°	343°	14°	1°	0.97
42	(-)19°	8°	103°	40°	0.75
46	336°	244°	2°	319°	0.65
N = 12	15°, 0.70***	358°, 0.64***	26°, 0.88***	14°, 0.88***	0.91

Gxy 565 nm Grün, 1.9 mW/m², im Erdmagnetfeld, Schnabel mit Xylocain betäubt

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	57°	337°	157°	57°	0.33
26	25°	344°	110°	35°	0.62
29	39°	21°	320°	8°	0.83
30	25°	46°	153°	66°	0.58
34	193°	65°	19°	69°	0.36
47	36°	60°	201°	71°	0.39
37	34°	45°	57°	45°	0.99
39	358°	(-)10°	331°	353°	0.96
36	118°	333°	344°	6°	0.46
43	346°	18°	17°	7°	0.97
42	2°	22°	332°	359°	0.94
46	82°	21°	351°	30°	0.79
	37°, 0.67**	20°, 0.87***	13°, 0.33 ^{n.s.}	32°, 0.88***	0.71

GY1/2 565 nm Grün, 0.95 mW/m² u. 590 nm Gelb, 0.9 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	15°	59°	49°	41°	0.95
26	335°	31°	28°	12°	0.90
29	(-) 350°	33°	16°	13°	0.95
30	336°	41°	32°	17°	0.88
34	71°	27°	11°	36°	0.90
47	353°	315°	82°	5°	0.62
37	15°	359°	30°	15°	0.98
39	74°	21°	168°	81°	0.51
36	303°	195°	354°	295°	0.44
43	169°	357°	356°	4°	0.34
42	18°	34°	323°	6°	0.86
46	60°	79°	12°	51°	0.88
N = 12	14°, 0.63**	27°, 0.71***	22°, 0.73***	19°, 0.85***	0.88

TY 502 nm Türkis, 2.4 mW/m² u. 590 nm Gelb, 2.0 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	101°	111°	212°	135°	0.66
26	41°	98°	118°	87°	0.84
29	103°	102°	140°	115°	0.95
30	113°	109°	73°	99°	0.95
34	130°	96°	137°	121°	0.95
47	332°	117°	353°	12°	0.48
37	(-)55°	76°	128°	86°	0.86
39	162°	121°	60°	115°	0.75
36	109°	125°	139°	124°	0.98
43	56°	93°	109°	86°	0.93
42	86°	101°	160°	115°	0.85
46	109°	63°	(-) 23°	65°	0.82
N = 12	91°, 0.72***	101°, 0.96***	113°, 0.59*	99°, 0.86***	0.86

Tyxy 502 nm Türkis u. 590 nm Gelb wie oben, im Erdfeld, Schnabel mit Xylocain betäubt

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	20°	165°	125°	113°	0.51
26	326°	291°	89°	338°	0.43
29	326°	19°	42°	10°	0.85
30	206°	136°	227°	192°	0.78
34	356°	23°	23°	14°	0.98
47	141°	14°	50°	63°	0.61
37	221°	332°	46°	334°	0.31
39	190°	246°	10°	246°	0.33
36	240°	286°	104°	241°	0.33
43	134°	199°	324°	193°	0.28
42	325°	47°	123°	46°	0.46
46	342°	357°	233°	319°	0.59
N = 12	287°, 0.22 ^{n.s}	341°, 0.26 ^{n.s}	63°, 0.40 ^{n.s}	343°, 0.21^{n.s}	0.49

D in völliger Dunkelheit im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	298°	9°	271°	311°	0.76
26	260°	277°	261°	266°	0.99
29	311°	246°	(-)234°	262°	0.83
30	252°	271°	267°	263°	0.99
34	(-)275°	282°	(-)(-)236°	265°	0.94
47	255°	(-)284°	8°	298°	0.68
37	212°	303°	310°	279°	0.72
39	34°	283°	351°	344°	0.71
36	306°	274°	305°	295°	0.97
43	117°	241°	278°	231°	0.42
42	252°	265°	238°	252°	0.98
46	325°	266°	242°	277°	0.82
N = 12	279°, 0.59*	278°, 0.87***	276°, 0.75***	278°, 0.88***	0.83

R1 645 nm Rot, 0.95 mW/m², im Erdmagnetfeld

Vogel	Test 1	Test 2	Test 3	α_b	r_b
25	272°	269°	247°	263°	0.98
26	302°	293°	252°	283°	0.93
29	238°	214°	222°	225°	0.98
30	207°	251°	235°	231°	0.95
34	(-)280°	287°	22°	312°	0.70
47	284°	143°	334°	293°	0.29
37	253°	305°	265°	274°	0.93
39	174°	13°	327°	345°	0.28
36	207°	311°	298°	276°	0.70
43	280°	187°	255°	243°	0.78
42	300°	194°	259°	252°	0.73
46	314°	267°	283°	288°	0.94
N = 12	262°, 0.76***	260°, 0.55*	275°, 0.73***	273°, 0.85***	0.86

Rotkehlchen mit Brille: auf der einen Seite trüb, auf den anderen klar

Richtungen

RK rechts klar		RT rechst trüb	
Vogel 44	Vogel 48	Vogel 44	Vogel 48
76°	25°	109°	359°
22°	57°	168°	202°
17°	120°	184°	60°
37°	110°	22°	264°
62°	142°	31°	287°
355°	120°	217°	213°
15°	91°	91°	236°
32°, 0.90***	97°, 0.80**	119°, 0.39^{n.s.}	257°, 0.42^{n.s.}

Ich versichere hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst, keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet und sämtliche Stellen, die benutzten Werke im Wortlaut oder dem Sinne nach entnommen sind, mit Quellenangaben kenntlich gemacht habe.

Ort, Datum

Unterschrift

Lebenslauf

Persönliches

Geburtsdatum 08.01.1968 in Frankfurt am Main
Geburtsort Frankfurt am Main

Ausbildung

seit 03/2003 Doktorandin an der Johann Wolfgang Goethe-Universität,
Frankfurt/Main bei Prof. W. Wiltshko
DFG gefördertes Projekt über den lichtabhängigen chemischen
Kompass des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*)

03/2001-06/2002 Informatikstudium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt/Main

05/2001 Diplom in Biologie mit der Note: 1,0 (sehr gut)
Diplomarbeit: Die Orientierung junger Bastardschildkröten
(*Lepidochelys olivacea*) zum Meer

10/1993-02/2001 Biologiestudium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt/Main
Hauptfach: Zoologie
Nebenfächer: Botanik und Toxikologie

08/1989-07/1991 Schreinerlehre in der Schreinerei H.-J. Müller in Kelkheim

08/1988-06/89 Berufsgrundbildungsjahr Holz an der Berufsschule Hofheim am
Taunus

06/1988 Abitur an der Gymnasialen Oberstufe Schwalbach

Forschungsaufenthalte

04/2004 Teilnehmerin am *International PostGraduate Student Course*
"Ecology of Animal Migration" an der Universität in Lund (Sweden)
mit Unterstützung der Freunde and Förderer der J.W. Goethe-
Universität

11/1998-02/99 *Research Coordinator* für PRETOMA in San Miguel, Costa Rica
• Koordination eines Artenschutzprojektes für Meeresschildkröten
(Organisation der Strandpatrouillen, Leitung der Aufzuchtstation,
Koordination und Auswertung der gesammelten Daten)
• Eigenständige wissenschaftliche Arbeit zum Thema: Orientierung
von Meeresschildkröten

05/1997-07/1997 *Research Assistant* für die *Asociacion ANAI* in Gandoca, Costa Rica
• Wissenschaftliche Mitarbeit bei einem Artenschutzprojekt für
Meeresschildkröten (Datenerhebung, Schulung lokaler Mitarbeiter,
Aufklärungsarbeit mit Kindern, Leitung der Patrouillen)
• Betreuung von Touristen (Führungen, Schulungen)

- 04/1996-08/1996 *Research Assistant* für die *Asociacion ANAI* in Gandoca und für die *Caribbean Conservation Corporation* in Tortuguero, beides Costa Rica
- Wissenschaftliche Mitarbeit bei einem Artenschutzprojekt für Meeresschildkröten
 - Betreuung von Touristen

Praktische Tätigkeiten

- 07/2002-02/2003 *Berufliche Tätigkeiten*
Tätigkeit als Pharmaberaterin für *Pharmexx*, Mannheim
- 03/1993-06/2002 Arbeit als Restauratorin für antike Möbel (studienbegleitend)
- 08/1991-02/1993 Schreinergezellin im Ausbildungsbetrieb
- 10/2000-12/2000 *Studentische Hilfskraft am zoologischen Institut der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/Main*
• Betreuung des Hauptstudiumkurses „Spezielle Zoologie“ für Biologen
- 07/2000-09/2000 • Mitarbeit in der Arbeitsgruppe „Physiologie und Ökologie des Verhaltens“ bei Prof. W. Wiltshko in Zusammenarbeit mit dem psychologischen Institut der Ruhr-Universität Bochum zum Thema: Der Einfluß visueller Lateralisation auf die Orientierung von Brieftauben
- 04/1999-07/1999 • Betreuung des Grundstudiumkurses „Systematik und Ökologie“ für Biologen

Öffentliche Vorträge

- 08/2006 Vortrag beim *24th International Ornithological Congress* (Hamburg, Deutschland) über „Behavioral Evidence for the Radical Pair model of magnetoreception“
- 04/2005 Vortrag bei der *Fifth International Conference of the Royal Institute of Navigation* (Reading, England) über das Meerfindeverhalten von Bastardschildkröten
- 04/2004 Vortrag über die lichtabhängige Magnetrezeption bei Rotkehlchen in Lund (Schweden)
- seit 1996 Regelmäßige Vortragende für *Tropica Verde e.V.* und die *Vogelkundliche Beobachtungsstation Untermain e.V.*

Sonstige Kenntnisse

- Sprachen Englisch und Französisch gut, spanische Grundkenntnisse
- EDV MS Office, SPSS, Adobe [PhotoShop, Illustrator]

Publizierte wissenschaftliche Beiträge

Katrin Stapput

Original Arbeiten:

Wiltschko, W., Stapput, K., Thalau, P. & Wiltschko, R. (2006): Avian magnetic compass: fast adjustment to intensities outside the normal functional window.

Naturwissenschaften 93, 300-304.

Stapput, K. & Wiltschko, W. (2005): The sea-finding behavior of hatchling olive ridley sea turtles, *Lepidochelys olivacea*, at the beach of San Miguel (Costa Rica).

Naturwissenschaften 92, 250-253.

Thalau, P., Ritz, T., Stapput, K., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2005): Magnetic compass orientation of migratory birds in the presence of a 1.315 MHz oscillating field.

Naturwissenschaften 92, 86-90.

Wiltschko, R., Stapput, K. & Siegmund, B. (2005): Navigational strategies at familiar sites. Behav. Ecol. Sociobiol. 59, 303-312.

Wiltschko, R., Stapput, K. & Siegmund, B. (2005): Does familiarity with the release site reduce the deflection induced by clock-shifting? A comment to the paper by Gagliardo et al. (2005). J. Exp. Bio. 208, 4001-4002.

Wiltschko, R., Ritz, T., Stapput, K., Thalau, P. & Wiltschko, W. (2005): Two different types of light-dependent responses to magnetic fields in birds. Curr. Biol. 15, 1518-1523.

Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O. & Wiltschko, W. (2004): Visual lateralization and homing in pigeon. Behavioural Brain Research 154, 301-310.

Wiltschko, W., Gesson, M., Stapput, K. & Wiltschko, R. (2004): Light-dependent magnetoreception in birds: interaction of at least two different receptors. Naturwissenschaften 91, 130-134.

Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O. & Wiltschko, W. (2001): Visual lateralization and homing in pigeons. In: Orientation and Navigation - Birds, Humans & other Animals. Royal Institute of Navigation, Oxford, 25-1 - 25-8.

Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O. & Wiltschko, W. (2001): Visual lateralization and homing in pigeons. Adv. Ethol. Suppl. 36, 244.

Kongressbeiträge:

- Stapput, K., Ritz, T., Thalau, P., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2005): Two different types of light-dependent responses to magnetic fields in birds. ASAB Winter Meeting , London, poster
- Stapput, K., Wiltschko, R. & Wiltschko, W.(2005): Light-dependent magnetoreception in birds: analysis of the behavior under bichromatic lights. 350th W. & E. Heraeus Seminar, Bad Honnef, poster
- Stapput, K. & Wiltschko, W. (2005): The sea-finding behavior of hatchling olive ridley sea turtles, *Lepidochelys olivacea*, at the beach of San Miguel (Pacific Coast of Costa Rica). Royal Institute of Navigation, Oxford, paper No. 07.
- Stapput, K., Gesson, M., Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (2005): Light-dependent Magnetoreception: Behavior of Migratory Birds under Monochromatic and Bichromatic Lights. Royal Institute of Navigation, Oxford, poster No. 16.
- Wiltschko, R., Stapput, K., Siegmund, B. (2005): Pigeon homing: Clock-shift experiments at Familiar sites. Royal Institute of Navigation, Oxford, paper No. 27.1.
- Prior, H., Wiltschko, R., Stapput, K., Güntürkün, O. & Wiltschko, W. (2001): Visual lateralization and homing in pigeons. 6th Intern. Congr. Neuroethol, Bonn, Abstract 85.